

# PROTOPLASMA MONOGRAPHIEN

DRITTER BAND

## PATHOLOGIE DER PFLANZENZELLE

TEIL I

PATHOLOGIE  
DES PROTOPLASMAS

VON  
ERNST KÜSTER

Verlag Gebrüder Borntraeger Berlin

*ex libris*




UNIVERSITY OF HAWAII  
LIBRARY

Q4591

P946

v.3



Digitized by the Internet Archive  
in 2023 with funding from  
Kahle/Austin Foundation



# PROTOPLASMA-MONOGRAPHIEN

BAND III

**KÜSTER, PATHOLOGIE DER PFLANZENZELLE**

TEIL I

PATHOLOGIE DES PROTOPLASMAS

---

# Protoplasma-Monographien

Herausgegeben von R. CHAMBERS (New York), E. FAURÉ-FREMIET (Paris),  
H. FREUNDLICH (Berlin), E. KÜSTER (Gießen), F. E. LLOYD (Montreal),  
H. SCHADE (Kiel), W. SEIFRIZ (Philadelphia), J. SPEK (Heidelberg), W. STILES  
(Reading). Redigiert von F. WEBER (Graz) und L. V. HEILBRUNN (Woods Hole)

---

BAND III

## Pathologie der Pflanzenzelle

TEIL I

### Pathologie des Protoplasmas

von

Ernst Küster

Professor der Botanik an der Universität Gießen

---

Mit 36 Textabbildungen

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1929

# Pathologie der Pflanzenzelle

TEIL I

## Pathologie des Protoplasmas

von

Ernst Küster

Professor der Botanik an der Universität Gießen

---

Mit 36 Textabbildungen

---

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1929

UNIVERSITY OF HAWAII  
LIBRARY

LIBRARY  
UNIVERSITY OF MICHIGAN

---

Alle Rechte,  
insbesondere das Recht der Übersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten  
Copyright 1929 by Gebrüder Borntraeger in Berlin

---



## Vorwort

Zur Abfassung des vorliegenden Buches hätte ich mich wohl nicht so bald entschließen können, wenn mich nicht der von verschiedenen Seiten ergangene Wunsch und Vorschlag ermutigt hätte, einen Stoff zu behandeln, in dem sich noch so viele ungeklärte Fragen verbergen, daß die Zeit für eine zusammenfassende Bearbeitung vielleicht noch nicht gekommen zu sein scheint. Meine Bedenken hat vornehmlich die Erwägung zerstreut, daß ein zusammenfassender Bericht über die Pathologie des Protoplasmas auch dann vielleicht willkommen sein möchte, wenn er ebenso oft auf breite Lücken unseres Wissens hinweisen muß, wie er auf gesicherte Feststellungen der bisherigen Forschung sich stützen darf.

Die Pathologie des Protoplasmas gehört keineswegs zu denjenigen Disziplinen der Biologie, die erst die letzten Jahrzehnte oder die jüngsten Jahre geschaffen haben. Die ersten Beiträge zu ihr sind vielmehr in denselben Schriften gegeben worden, welche die Physiologie der Zelle begründeten. Auf acht Jahrzehnte verteilen sich die Abhandlungen, die bei einem zusammenfassenden Bericht der Pathologie des Protoplasmas berücksichtigt sein wollen. Ihre Zahl bleibt auch dann noch außerordentlich groß, wenn lediglich das Protoplasma der Pflanzenzelle behandelt werden soll wie in dem vorliegenden Buche. Sie ist so hoch, daß es dem Verfasser unmöglich schien, sie alle so eingehend zu behandeln, wie es vielleicht gar mancher Leser von einer Monographie erwarten wird. Ich bekenne gern, daß das vorliegende Buch in vielen Beziehungen mehr als eine kurz gefaßte „Einführung“ denn als eine Monographie wirken wird. Bei vielen Fragen glaubte ich von den vielen Literaturnachweisungen, die sich hätten geben lassen, nur besonders wichtige auswählen oder auf die letzten Erscheinungen unserer Schrifttums hinweisen zu sollen, die den Leser zu weiteren Angaben zu führen imstande sind. —

Das Literaturverzeichnis habe ich im wesentlichen im April 1929 abgeschlossen; Abhandlungen, welche später erschienen sind oder mir später zugänglich wurden, habe ich nicht immer mit der Ausführlichkeit berücksichtigen können, die ihr Inhalt wohl verdient hätte. —

Herr Professor Dr. WEBER hatte die Freundlichkeit, nach Fertigstellung des Manuskriptes mich auf einige im Druck befindliche Beiträge zur Pathologie des Protoplasmas aufmerksam zu machen. Herr Dr. ALBACH in Gießen hat mich durch Herstellung einiger Abbildungen unterstützt; für seine Hilfe sage ich ihm meinen besten Dank. Der Herr Verleger hat für pünktliche und schnelle Herstellung des Buches Sorge getragen und ihm eine vortreffliche Ausstattung gegeben, für die ich ihm sehr dankbar bin. —

Die Abbildungen entstammen zum Teil eigenen früheren Abhandlungen (7 Figuren); einige weitere (9) sind nach Originalzeichnungen und Originalphotographien hergestellt worden. Die übrigen sind den Abhandlungen anderer Autoren entlehnt, deren Namen stets in den Figurenerklärungen zu nennen sein werden.

Gießen, Juni 1929

Botanisches Institut der Universität

Küster

# Inhaltsverzeichnis

	Seite
Vorwort . . . . .	V
Einleitung . . . . .	1
Erstes Kapitel: Formwechsel. . . . .	4
1. Plasmolyse. . . . .	4
Plasmolytische Trennung des Zellenleibes von der Membran . . . . .	5
HECHTSche Fäden . . . . .	6
Schädigende Wirkung der Plasmolyse . . . . .	8
Plasmorhlyse . . . . .	13
Plasmolyseform . . . . .	13
Anomale Plasmolysen . . . . .	24
Plasmoschise . . . . .	29
Vakuolenkontraktion . . . . .	31
Kappenplasmolyse . . . . .	35
Unvollkommene Plasmolyse und Plasmaschrumpfung . . . . .	36
2. Willkürliche Modellierung der Protoplastenform. . . . .	38
3. Zerteilung der Protoplasten. . . . .	40
Teilung durch plasmolytische Kontraktion . . . . .	40
Mikrochirurgische Teilung . . . . .	43
Teilung auf elektrischem Wege . . . . .	45
Verhalten ungleichartig ausgestatteter Teilstücke . . . . .	46
Teilung durch Dickenwachstum der Membran . . . . .	51
Fusion getrennter Protoplasten . . . . .	54
Intravakuoläres Protoplasma . . . . .	55
4. Plasmaverlagerungen . . . . .	59
Ausbildung und Schwinden der Plasmastränge und Plasmafäden . . . . .	59
Bildung von Plasmalamellen . . . . .	63
Aggregation . . . . .	64
Passive Vakuolenfurchung . . . . .	66
Plasmazungen . . . . .	66
Systrophe . . . . .	72
Traumatotaxis . . . . .	79
Thermotaxis . . . . .	81
Kataphorelische Wanderungen . . . . .	81
Wirkungen der Zentrifuge. . . . .	81

	Seite
5. Plasmoptyse und verwandte Erscheinungen . . . . .	85
6. Lokale Nekrose . . . . .	92
x-bodies und verwandte Bildungen. . . . .	102
7. Größenzunahme entblößter Protoplasten durch Schwellung . . . . .	102
Zweites Kapitel: Strukturwechsel . . . . .	105
1. Änderungen im Schichtenbau des Protoplasmas . . . . .	105
2. Erstarrung des Protoplasmas. . . . .	111
Oberflächenhäutchen und Haptogenmembran . . . . .	112
Erstarrung des Protoplasmas . . . . .	114
Wirkung chemischer Mittel . . . . .	114
Wirkung der Temperatur . . . . .	118
Wirkung des Lichtes . . . . .	118
Wirkung mechanischer Eingriffe . . . . .	119
Verlust der Fusionsfähigkeit getrennter Protoplastenstücke . . . . .	123
Osmotische Schwellung nach Oberflächenerstarrung . . . . .	124
Kontraktion . . . . .	127
Reversible Erstarrung. . . . .	130
Thixotropie . . . . .	132
Erstarrung der Vakuolenhülle . . . . .	133
Zellulose Degeneration und verwandte Erscheinungen . . . . .	141
3. Vakuolige oder schaumige Degeneration. . . . .	143
4. Quellung des Protoplasmas. . . . .	151
Anhang. . . . .	153
Wirkung der Fixiermittel . . . . .	153
Gerbstoffällungen und andere Zellsaftniederschläge. . . . .	153
Import fremder Stoffe in den lebenden Protoplasten . . . . .	157
Literaturverzeichnis . . . . .	159
Sach- und Namenregister . . . . .	186
Autorenregister . . . . .	196



## Einleitung

PRINGSHEIM, NÄGELI und HOFMEISTER haben in den 50er und 60er Jahren Untersuchungen durchgeführt, mit welchen die Physiologie der Pflanzenzelle begründet wurde. Sie schufen die Fundamente dieser Wissenschaft, indem sie nicht nur den Inhalt normaler, intakter Zellen auf Form und Entwicklung und auf seine physiologischen Leistungen hin untersuchten, sondern auch die Wirkung äußerer Eingriffe auf die lebendige Substanz prüften und damit bereits den Weg zur Pathologie der Pflanzenzelle betraten.

So wenig wie in jenen frühen Werken ist von späteren Autoren eine Trennung der physiologischen Forschung vom Studium des Pathologischen angestrebt worden. Wie damals würde auch heute eine solche ohne Zwang und Willkür nicht durchzuführen sein, soweit es sich um die Schilderung der Leistungen des Protoplasmas und seiner physikochemischen Eigenschaften handelt. Besser sind die Aussichten für die Durchführbarkeit einer solchen Scheidung bei Behandlung der Morphologie des Protoplasmas. Nur für eine solche scheint überhaupt die Durchführung jener Trennung möglich zu sein und vermag eine gesonderte Behandlung des Pathologischen eine Förderung unserer Einsicht in das Leben der Zelle zu versprechen. Die vorliegende Darstellung will nicht mehr bringen als eine „pathologische Anatomie des Protoplasmas“ und wird auf die Dynamik des lebendigen Zelleninhaltes nur ausnahmsweise eingehen.

Diese Beschränkung beseitigt freilich keineswegs alle Schwierigkeiten, die einer befriedigenden Stoffumgrenzung im Wege stehen.

Unsere unvollkommene Einsicht in die Funktionen des Zellenleibes und seiner Anteile und in die Bedeutung ihres Wirkens für den Gesamtorganismus, ferner die großen Schwierigkeiten, die bei der Erforschung der vielzelligen Organismen immer noch und trotz allen technischen Hilfsmitteln, die die neueste Zeit

gebracht hat, der Erkenntnis dessen im Wege stehen, was die einzelne Zelle leistet, mehrten die Bedenken, eine Umgrenzung unseres Stoffes vom finalen Standpunkte aus zu versuchen.

Zu besseren Ergebnissen verspricht die kausale Betrachtung zu führen: wir wollen die an den Zellen wahrnehmbaren Veränderungen auf ihre Wirkungen prüfen und ihre Ursachen ermitteln.

Als pathologisch werden in erster Linie Vorgänge zu bewerten sein, die dem Tod der Zelle oder bestimmter Anteile des Protoplasmas vorausgehen und zu ihrem Tode führen können, die also nicht nur als Stationen der Zytogenese, die vor dem Tode durchlaufen werden, sondern die sich als Ursache des ihnen zeitlich folgenden Zellentodes erweisen lassen.

Es soll dabei gleichgültig für uns bleiben, ob der Tod, der jenen Veränderungen des Protoplasmas folgt, natürlich oder unnatürlich, gewaltsam bewirkt oder physiologisch ist. Wir werden feststellen können, daß sehr viele Prozesse, die unter dem Einfluß anomaler Außenweltsbedingungen in der lebenden Zelle vor sich gehen und zu ihrem Tode führen, auch in der normalen Zelle unter Bedingungen, die wir als normal zu bezeichnen kein Bedenken tragen, sich abspielen und als Anzeichen ihres nahenden physiologischen Todes zu bewerten sind. Die Physiologie des Alterns und die Pathologie der Zelle lassen sich nicht voneinander trennen.

Um eine befriedigende Umgrenzung unseres Arbeitsgebietes zu gewinnen, werden wir weiterhin die Ätiologie der an den Zellen beobachteten Erscheinungen zu Hilfe nehmen: diejenigen Vorgänge wollen wir als pathologische bezeichnen, die unter dem Einfluß anomaler Bedingungen und nach gewaltsamen Eingriffen in das Leben der Zelle sich abspielen. Alle ihre Reaktionen auf extreme chemische und physikalische Einwirkungen und alle Reaktionen auf mechanische Angriffe gehören in das Stoffgebiet der Pathologie - gleichviel ob sie zum Tod der Zelle oder eines Zellenteiles führen, oder ob sie umkehrbar sind und die Rückkehr zum normalen Status quo ante zulassen. Ein besonders inhaltsreiches Kapitel versprechen uns die Wundreaktionen des Protoplasmas zu liefern.

Im ersten Kapitel unserer Darlegungen soll vom pathologischen Formwechsel des Protoplasmas die Rede sein, d. h. von den abnormen Formen, die das Protoplasma unter dem Einfluß anomaler äußerer Einwirkungen oder anomaler innerer

Bedingungen annehmen kann. Im zweiten Kapitel wollen wir nach den anomalen Strukturen des Protoplasmas fragen und über seinen Strukturwechsel Bericht erstatten. Überall werden wir von Protoplasma in dem Sinne sprechen, der nach MOHL (1846, 75ff.) in jenem die „zähe, sich mit dem wäßrigen Zellsaft nicht mengende Flüssigkeit“ findet, die von STRASBURGER als Cytoplasma bezeichnet wurde. Der Zellkern und die Chromatophoren bleiben demnach von unseren Betrachtungen im allgemeinen ausgeschlossen — gelegentlich werden freilich Hinweise auf ihre Eigentümlichkeiten nicht umgangen werden dürfen.

---

## Erstes Kapitel

### Formwechsel

Die Form des Zellenleibes wird in den Dermatoplasten, d. h. in umhäu teten Zellen durch die Membran bestimmt: ihr liegt das Protoplasma in ihrer ganzen Ausdehnung unmittelbar an, so daß dieses mit seinen Umrissen die des Zellenlumens und der Innenfläche der Zellmembran wiederholt.

Solange die normale Verbundenheit von Protoplasma und Zellmembran bestehen bleibt, hat das Protoplasma nur bei Schwellung oder Schrumpfung der ganzen Zelle die Möglichkeit zu bescheidenen Veränderungen seiner Größe und seiner Form: dazu kommen bei jugendlichen oder embryonalen Zellen die langsam fortschreitenden Formveränderungen, die dem Wachstum entsprechen. Im übrigen hat das Protoplasma, soweit es sich um zellsaft haltige Zellen handelt, nur an seiner inneren, an den Zellsaft raum grenzenden Fläche Spielraum zu formalen Veränderungen, die durch anomale Verteilung des Wandbelages, durch örtliche Anhäufung seiner Substanz oder durch örtliche Verarmung des Wandbelages zustande kommen. Löst sich aber die formale Gebundenheit, die das Protoplasma an die Membran fesselt, trennt es sich von ihr, oder wird es gewaltsam von ihr losgerissen, so ist die Möglichkeit zu den verschiedenartigsten Formveränderungen gegeben.

Wir werden im folgenden darzulegen versuchen, welche Formveränderungen der Protoplasma leib nach Lösung seiner räumlichen Beziehungen zur Membran oder unter Wahrung dieser Beziehungen durch Modellierung seiner inneren, dem Zellsaft zugewandten Oberfläche durchmachen kann.

#### 1. Plasmolyse

Seit 80 Jahren den Zellphysiologen wohl bekannt ist die Erscheinung, die am Protoplasma lebender Pflanzenzellen nach



Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln erkennbar wird: indem der Zellenleib Wasser nach außen abgibt, verringert sich sein Volumen, so daß er den von der Membran umschlossenen Raum — auch nachdem diese ihre Spannung verloren hat, in welche sie durch den turgeszenten Inhalt gebracht worden war — nicht mehr zu füllen vermag; er kontrahiert sich unter mannigfaltigen Formwechselvorgängen um so stärker, je höher der osmotische Druck der angewandten Lösung war. Seit DE VRIES (1877) nennt man diese Erscheinung Plasmolyse. PRINGSHEIM (1854), NÄGELI (1855) und HOFMEISTER (1867) haben diesen Vorgang beobachtet und eingehend beschrieben und seine Mechanik bereits erkannt. Ihre Forschungen haben dem Zellenmorphologen und namentlich dem Zellenphysiologen ein Hilfsmittel von einzigartiger Bedeutung in die Hand gegeben.

Es ist hier nicht der Ort, vom physikalisch-chemischen Standpunkte die Plasmolyse zu behandeln (vgl. hierüber z. B. GRAFE, 1924) oder ihre Bedeutung für die physiologische Forschung darzulegen. Unserem Programm gemäß beschränken wir uns im wesentlichen auf die Beschreibung der anomalen Formen, welche der Plasmaleib bei der Plasmolyse annimmt, und auf Schilderung der Schädigungen, welche die Plasmolyse für die Zelle bedeutet.

Plasmolytische Trennung des Zellenleibes von der Membran. — Der Formwechsel des plasmolytisch sich kontrahierenden Protoplasmas ist von den ersten Beobachtern des Phänomens, die wir soeben nannten, so eingehend wie zutreffend beschrieben worden: das Protoplasma löst sich von der Zellwand ab wie eine klebrige Substanz, die bisher der Membran anlag. Oftmals sieht man an den Ecken polyedrischer Zellen die Trennung des Protoplasmas von der Wand zuerst perfekt werden, so daß der lebendige Wandbelag der Zelle an jenen Stellen sich verkürzt, d. h. eine kürzere Wegstrecke nimmt, als in seiner normalen Lage, in der er auch alle Ecken des Hohlpolyeders auskleidete; in anderen Fällen sieht man hier und da das Protoplasma durch blasenartig sich wölbende Hohlräume von seiner Membran getrennt werden, so daß die Oberfläche eines solchermaßen sich einschnürenden Protoplasten (vgl. Fig. 1b) erheblich größer wird als die ursprüngliche, normale war. Oberflächenvergrößerung widerspricht also keineswegs dem Begriff der Plasmolyse. Je breiter im zweiten Falle die blasenähnlichen

Räume werden, um so mehr werden die Flächenanteile eingeschränkt, an welchen das Protoplasma noch der Membran anhaftet. Selbst bei sehr weit vorgeschrittener Kontraktion zeigt sich aber, daß die Membranverbundenheit des Protoplasmas nicht völlig geschwunden ist; vielmehr bleibt seine Hauptmasse noch einige Stunden, oft sogar mehrere Tage bald durch derbe Stränge, bald durch feinste, kaum sichtbare Fäden mit der Zelloberhaut verbunden — keineswegs nur mit denjenigen Wänden, welche benachbarte Zellen voneinander trennen, sondern auch mit den frei an die Außenwelt grenzenden.

Bei vielen Objekten und unter bestimmten äußeren Bedingungen sind freilich diese Fäden vergängliche Gebilde — sie werden gar bald immer dünner und zerreißen schließlich; dann wird ihr innerer Teil mit der Hauptmasse des Protoplasmas zusammenfließen, ihr äußerer als kleines Protoplasmatröpfchen an der Membran haften bleiben und in seiner Isolierung bald zugrunde gehen. In vielen anderen Fällen sehen wir die Fäden tropfig zerfallen und unter degenerativen Erscheinungen verschwinden.

**HECHTSche Fäden.** — HECHT hat 1912 nachdrücklich die Aufmerksamkeit darauf gelenkt, daß die Plasmolyse keineswegs einem glatten Abschälen des Protoplasmas gleichkommt, wie es seit DE VRIES (1877b, 35) die zellphysiologische Literatur in Wort und Bild oftmals gezeigt hat, sondern einem Zerreißen der bis dahin kontinuierlichen Protoplasamasse. An günstigen Objekten wie den Epidermen der Zwiebeln von *Allium cepa* sieht man nach Zusatz des Plasmolytikums die Protoplasamasse an irgend einer Stelle in sich zerreißen und sieht diesen Prozeß sich langsam längs der Zellwand fortsetzen. Die kleinen Protoplasmaspritzer, die bei vielen Plasmolysen innen der Membran anhaften, sind das sinnfälligste Anzeichen dieser Zerreißung. Man sieht ferner bei langsam fortschreitender Plasmolyse an der Innenfläche der Membran oftmals ein engmaschiges Plasmanetz liegen bleiben, dessen Anteile bald unter denselben Zerfallerscheinungen schwinden, wie die zuerst erwähnten Fäden.

Am Aufbau der „HECHTSchen Fäden“ können Hyalo- und Körnerplasma teilnehmen; selbst Chromatophoren können gelegentlich in ihnen festgehalten werden (STRASBURGER 1901).

Die Morphologie der HECHTSchen Fäden, ihre Dichtigkeit, die Richtung ihres Verlaufs, ihre Verzweigungen usw. (Abbildungen

bei HECHT 1912, BENECKE & JOST, 1. 1924, Fig. 5 u. a.) verdienen aufmerksames Studium: in günstigen Fällen gestatten Verteilung und Richtung der Fäden Schlüsse auf die Wanderungen zu ziehen, die irgend ein Punkt der Protoplastenoberfläche bei der plasmolytischen Kontraktion im Lumen der Zelle zurückgelegt hat, bis er beim Stillstand der Plasmolyse zur Ruhe kam; aus dem Abstand, den die Anheftungspunkte benachbarter HECHTScher Fäden einerseits an der Wand, andererseits auf der Protoplastenoberfläche voneinander haben, können wir das Maß der Streckung oder der Verkürzung ablesen, das die Oberfläche des Protoplasten nach seiner räumlichen Trennung von der Membran erfahren hat.

Von den Autoren, die vor HECHT besonders eingehend von den die Wand mit dem Protoplasten verbindenden Fäden gesprochen haben, sind namentlich BOWER (1883), KLEBS (1888), CHODAT & BOUBIER zu nennen (1898, 1900); BOWER hat die große Verbreitung der Fäden dargetan, die Ausstattung aller Anteile der Membran mit ihnen erkannt und hat ferner ein zusammenhängendes Plasmahäutchen auch nach der Plasmolyse noch an der Innenfläche der Membran haften sehen; KLEBS, der namentlich für Algen die Fäden geprüft hat (1885, 589; 1888, 527), hat das an der Membran haftende Plasmanetz namentlich an plasmolytierten Zellen von *Hydrodictyon* beobachtet (1891, 807); an *Zygnema* konnte er nach Plasmolyse und nach Schwund der Fäden — KLEBS spricht von Pseudopodien — solche bei erneuter Plasmolyse noch einmal sich entwickeln sehen: sie hafteten offenbar an der dem Beobachter zugewandten Zellwand (KLEBS 1888, 527, Taf. 6, Fig. 18).

Nach HECHT sind sehr viele Autoren mit wichtigen Beiträgen auf die Frage zurückgekommen.

Namentlich WEIS (1926a) hat über ihre Chemie Näheres zu ermitteln versucht und ihre Reaktionsunterschiede gegenüber der Hauptmasse des Protoplasmas festgestellt; HANSTEEN (1919, 388) erörterte ihre unterschiedliche Ausbildung in verschiedenen Medien (K, Ca) —; WEBER (1921a) macht auf die Aufschlüsse aufmerksam, die die Entwicklung der Fäden über den Grad der Viskosität des Protoplasmas zu geben vermag. HÖFLER betont, wie gering die Gesamtmasse des in Form HECHTScher Fäden vorliegenden Protoplasmas ist (1918a, 137). WEIS (1926a) findet, daß mehrstündige Vorbehandlung der Zellen mit destil-

liertem Wasser ein gutes Mittel zur Erzielung wohlentwickelter Fäden ist; auf Objekte mit schwacher Ausbildung der Fäden machen z. B. PRÁT (1922) und WEBER & HOHENEGGER (1923, 202) aufmerksam. KÜSTER (1918, 285 Anm.) beobachtete die Fäden in der Flächenansicht der Zellen und versuchte wenigstens die gröberen zu zählen. Nach LEPESCHKIN (1926a, 10) soll sich an den Querwänden plasmolysierter *Spirogyra*-Zellen deutlich erkennen lassen, daß die HECHTSchen Fäden innerhalb der Querwände als Plasmodesmen ihre Fortsetzung finden und die Kontinuität mit dem benachbarten Protoplasten erhalten. Die Anheftungsstellen der Plasmafäden für morphologisch ausgezeichnete Anteile der Zellhaut zu halten (Tüpfel, Plasmodesmen — vgl. KOHL 1891, 15; schleim- und gallertliefernde Poren — vgl. KLEBS 1885), liegt aber im allgemeinen kein Anlaß vor; als erwiesen dürfen die räumlichen Beziehungen der Plasmafäden zu den Plasmodesmen der Querwände nach A. MEYER (1902, 148) für viele Pilze gelten. GRAVIS (1898, 183, Fig. 265, 266) sieht die Fäden plasmolysierter Epidermiszellen von *Tradescantia* von den Tüpfeln ausgehen und in benachbarten Zellen infolgedessen miteinander korrespondieren.

LEPESCHKIN (1926a) teilt ferner mit, daß die bei *Tradescantia zebrina* entstehenden HECHTSchen Fäden frühzeitig erstarren; bei Deformation der Zellen durch Druck können sie zerbrechen und in der den Protoplasten umspülenden Flüssigkeit schwimmen. Eigene Beobachtungen an *Allium cepa* ließen den Flüssigkeitscharakter der Fäden erkennen: wenn nach Wasserzusatz die Plasmolyse fadenreicher Zellen zurückgeht, und die fadenspinnenden Anteile des Protoplasten sich immer mehr seiner Wand nähern, so bleiben die Fäden geradlinig und gestrafft; das Verhalten spricht dafür, daß sie noch flüssig sind oder während der Deplasmolyse es wieder geworden sind. Weitere Mitteilungen über das Schicksal der Fäden bei Deplasmolyse hat BÖRGER (1926, 132ff.) gegeben.

Schädigende Wirkung der Plasmolyse. — Die Tatsache, daß die Plasmolyse nicht nur eine — dauernde oder vorübergehende — Trennung des Protoplasmas von der Membran bedeutet, sondern einer Störung seiner Kontinuität gleichkommt oder einer Entrindung des Protoplasten, der bei den geschilderten Vorgängen seine äußersten Anteile einbüßt, läßt keinen Zweifel daran, daß alle plasmolytischen Veränderungen der Zelle zu den



pathologischen gestellt werden müssen: die Plasmolyse ist kein harmloser Eingriff in das Leben der Zelle, wie DE VRIES meinte (1877), sondern eine schwere Schädigung. Nach TREBOUX (1903, 55) geht bei schwacher Plasmolyse die Kohlenstoffassimilation zurück, starke hebt sie bei *Helodea* ganz auf (vgl. auch PFEFFER 1897, 1. 322); nach ALBACH (1929) wird bereits bei beginnender Plasmolyse die Atmung herabgesetzt. Über die hemmende Wirkung der Plasmolyse auf das Wachstum und die Wirkung der Assimilation auf jene Hemmungen hat KLEBS auf Grund seiner an Algenzellen gesammelten Beobachtungen Betrachtungen angestellt (1888, 543ff.).

Wohl gelingt es in sehr vielen Fällen, die osmotische Volumenreduktion, die der Zellenleib bei der Plasmolyse erfährt, durch erneute Zuführung von Wasser oder hypotonischen Lösungen völlig rückgängig zu machen und dem Protoplasten wieder seine ursprüngliche Form und Größe zu geben; aber die „physiologische“ Isolierung, die man auf dem Wege der Plasmolyse zu erreichen versucht hat (vgl. z. B. MIEHE 1905, 1926; BÖRGER 1926, 130), verdient diesen Namen insofern nicht, als der Eingriff für sehr viele Objekte außerordentlich perniziös wird und in sehr zahlreichen Fällen, wenn nicht in allen, eine Restitution des physiologischen Status quo ante ausschließt.

STRASBURGER (1901) hat auf die Wirkungen hingewiesen, welche die Zerstörung der Plasmaverbindungen durch die plasmolytische Kontraktion mit sich bringt. REINHARDT (1899) legte sehr überzeugend die schweren Störungen klar, die selbst eine kurzwährende Plasmolyse für das Wachstum der Zellen, insbesondere der Wurzelhaare hat. Seine Beobachtungen weisen auf ähnlich bedeutungsvolle Beziehungen zwischen Protoplasma und Membranwachstum wie die früheren von KLEBS an plasmolysierten Algenzellen (1888, 520ff.). NĚMEC (1910, 270) fand, daß die Kernteilung durch Plasmolyse aufgehalten wird, und LE-PESCHKIN (1924a, 128) stellte fest, daß plasmolysierte Zellen den verschiedensten schädigenden Einflüssen gegenüber besonders empfindlich sind. KARZEL (1926) zeigte für eine Reihe von Objekten, wie schwer nach Plasmolyse und namentlich nach Deplasmolyse die Zellen geschädigt sind: vollends wird nicht zu erwarten sein, daß wiederholte Plasmolyse und Deplasmolyse (LUNDEGÅRDH 1911/1912, 115; NETTER 1923) eine Zelle ungeschädigt und unverändert läßt. BÖRGER (1926) fand bei Objekten der

verschiedensten Art, daß plasmolytisch isolierte Zellen weniger widerstandsfähig sind als mechanisch isolierte. Schnellevollzogene Deplasmolyse führt sehr oft sofort zum Tod der Zelle; LUNDGARDH schenkte dem unstetigen Verlauf der Deplasmolyse, die der Anwendung stark hypertonischer Lösungen folgt, besondere Aufmerksamkeit. — Von anomalen Formveränderungen, welche der Plasmolyse und Deplasmolyse folgen und den Untergang der Zelle vorbereiten, wird später noch die Rede sein.

Widerstandsfähig gegen plasmolytische Behandlung sind nach KARZEL die Blätter vom *Mnium cuspidatum* (vgl. auch STRASBURGER 1901, und BÖRGER 1926) und die Brutknospen von *Lunularia*. MIEHE sah die Zellen von *Cladophora* nach Plasmolyse — freilich unter abnormer Gestaltung — kräftig wachsen (1905), und ISABURO-NAGAI (1914) konnte die Zellen von Farnprothallien nach Plasmolyse veranlassen, zu Adventivbildungen auszuwachsen. Ähnliche Feststellungen machte GERTZ (1926, 41ff.) an Lebermossen. Erwähnung verdient noch KARZELS Beobachtung, daß Vegetationspunkte von *Helodea* und *Lemna* durch Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln nicht um ihre Wachstumsfähigkeit gebracht werden; ihre Produkte sind allerdings abnorm und wenig lebensfähig.

Über die Mechanik der von der Plasmolyse ausgehenden Schädigung hat namentlich HABERLANDT Betrachtungen angestellt (1920). Er unterscheidet zwischen mechanischen und chemischen Wirkungsweisen und nennt unter den ersteren die Ablösung des Protoplasten von der Wand, die Zerreißung der Plasmodesmen und die Änderung in der Feinstruktur des Protoplasmas; unter den chemischen Wirkungen kommen die Steigerung der Konzentration der als Zellsaft vorliegenden Lösung, an welcher nach HABERLANDT auch Zellteilungsstoffe beteiligt sein sollen, und ferner die Beseitigung von Hemmungsstoffen in Betracht. Daneben müssen wir noch an die physikalischen und chemischen Wirkungen des Plasmolytikum selbst denken, dessen Verbindungen in die Zelle einwandern und die Permeabilitätsverhältnisse der Protoplasten weitgehend beeinflussen und wohl auch reichliche Exosmose wichtiger Stoffe aus dem Zellinneren veranlassen können. Ob und inwieweit bei Plasmolyse mit balanzierten Lösungen (vgl. namentlich OSTERHOUT 1916, BRENNER 1920 und KARZEL 1926) sich die schädigende Wirkung der Plasmolyse abschwächen läßt, bedarf näherer Untersuchung (vgl. hierzu

BÖRGER 1926, 153; KEMMER 1928, 29). Daß die Gegenwart bestimmter Kationen (Ca) die schädigende Wirkung der Plasmolyse deutlich herabsetzt, hat JOST (1929) gezeigt; wir kommen auf seine Befunde im zweiten Kapitel zurück. Auf die Bedeutung, welche die Wasserstoffionenkonzentration der angewandten Lösung für die schädigende Wirkung der Plasmolyse hat, machen namentlich KACZMAREKS Studien (1929) aufmerksam. LUNDEGÅRDH (1911—1912, 46) weist darauf hin, daß die selbst bei schwacher Plasmolyse oftmals sehr auffallende Verlagerung der Inhaltskörper einer Zelle recht wohl imstande sein könnte, ihren Stoffwechsel in anomale Bahnen zu leiten, und nähert sich in gewissem Sinne der von LEPESCHKIN vorgetragenen Lehre, welche für die Wirkung der Plasmolyse auf das Leben des Protoplasmas in erster Linie die Deformation des Plasmaleibes verantwortlich machen will, die bei seiner Kontraktion unvermeidlich ist; wir behalten es uns vor, im zweiten Kapitel bei Behandlung der Koagulationserscheinungen auf diese Lehre zurückzukommen.

Besonders anschaulich hat KLEBS (1887, 187) für die Zellen einer Alge (*Zygnema*) zeigen können, daß der schädigende Einfluß der plasmolysierenden Lösung mit ihrem osmotischen Drucke steigt: „noch in 50 % Rohrzucker leben die *Zygnema*-Zellen einige Tage, jedenfalls während dieser Zeit atmend; in 40 % beginnt die Assimilationstätigkeit, beobachtet an der Stärkebildung; in 30 % tritt die Zellhautbildung hinzu, während ein deutliches Längenwachstum erst bei 25 %, ein länger andauerndes erst bei 20 % bemerkbar wird. In 16 % Rohrzucker finden die ersten, aber noch seltenen Teilungen statt, die in 10 % lebhafter werden.“

Bei Untersuchung der Metaphyten-Zellen handelt es sich in der Mehrzahl der Fälle um solche Objekte, die durch ein Präparationsverfahren gewaltsam aus ihrem natürlichen Zusammenhange gerissen worden sind. Daß diese mechanischen Angriffe für das Verhalten der Zellen während und nach der Plasmolyse nicht immer bedeutungslos bleiben werden, darf mit Bestimmtheit angenommen werden. Zuerst scheint WIELER (1887, 380) auf diese Unterschiede hingewiesen zu haben.

In vielen Fällen wird offenbar die Deplasmolyse dem Zellenleibe in noch viel höherem Maße gefährlich als die Plasmolyse — vielleicht deswegen, weil bei ihr die unter dem Einfluß des Plasmolytikum entstandene Oberflächenhaut des Protoplasten ge-

sprengt wird. Über diese werden wir später noch eingehend zu berichten haben.

Auch bei Anwendung derselben chemischen Verbindung und bei Anwendung von Konzentrationen, welche die gleiche wasser-entziehende Kraft haben, fällt die durch Plasmolyse und die nachfolgende Deplasmolyse bewirkte Schädigung verschieden stark aus, je nach der Schnelligkeit, mit der dem Zellenleib Wasser entzogen oder wieder zugeführt wird: je langsamer ein schädigender Angriff zur Wirkung kommt, um so geringer sind die Zerstörungen, die er bewirkt, da dem Zellenleib bei langsamem Ablauf des Plasmolyse- oder des Deplasmolyseprozesses Zeit bleibt, durch irgendwelche Regulationen der beginnenden und sich nur langsam steigernden Schädigung entgegenzuwirken. Daß bei Anwendung langsam ansteigender Konzentrationen und bei allmählicher Aussüßung des die Zellen umgebenden Mediums die Schädigungen der Plasmolyse und Deplasmolyse geringer sind, als bei unvermitteltem Wechsel der Konzentrationen, ist allen Zellenphysiologen bekannt: leider fehlt es aber noch an Untersuchungen, welche diese Unterschiede messen und die Schnelligkeit der plasmolytischen Kontraktion und deplasmolytischen Schwellung mit dem Grad der bewirkten Schädigung in Zusammenhang bringen.

Ähnliche Abhängigkeiten der Reaktionen eines Zellenleibes von dem zeitlichen Verlauf des Angriffs hat der Zellenpathologe in den verschiedensten Zusammenhängen zu beobachten Gelegenheit. Für den Physiologen und Pathologen, der solche Wirkungen am lebenden Substrat zu beobachten hat, liegt es nahe, von Regulationen, Gewöhnung und Anpassung zu sprechen; doch dürfen wir nicht übersehen, daß gleichartige oder sehr ähnliche Gesetzmäßigkeiten auch am toten Substrat als Ausdruck des DANYSZ-Phänomens beobachtet worden sind (vgl. z. B. HÖBER 1926, 246). Durch allmählich fortschreitende Beseitigung des im Plasmolytikum dargebotenen Stoffes konnte KLEBS *Zygnuma*-Zellen selbst nach zehnwöchentlicher Plasmolyse wieder zum Schwellen bringen, ohne daß sie dabei um ihr Leben kamen (1888, 544).

Wenn die schädigende Wirkung der Plasmolyse und der Deplasmolyse nicht zweifelhaft sein kann, so verdient andererseits die Langsamkeit, mit der diese schädigende Wirkung fortschreitet, erneutes Studium, nicht minder die ungleiche Wider-

standsfähigkeit verschiedener Zellenarten gegenüber der Plasmolyse (z. B. Schließzellen, vgl. WEBER 1925c, 690) — und die Fähigkeit, mit der sich bestimmte Lebensäußerungen auch bei der Plasmolyse noch lange erhalten können (Untersuchungen über die Plasmaströmung plasmolysierter Zellen von *Tradescantia*, *Helodea* usw., vgl. HOFMEISTER 1867, 51; PFEFFER 1890b, 279; EWART 1903, 8; KÜSTER 1910c; PRINGSHEIM 1925; A. MEYER 1926, 631 u. a.: über Orientierungsbewegungen in plasmolysierten Zellen vgl. z. B. SENN 1908, 140; BÖRGER 1926, 153 u. a.; Oosporenbildung in plasmolysierten Oogonien von *Saprolegnia* nach REINHARDT 1899, 445 usw.). KLEBS' Untersuchungen haben viele Aufschlüsse hierüber gebracht: nach seinen Beobachtungen können Zellen aus dem Fruchtfleisch der *Symphoricarpus* bei Plasmolyse nur atmen. Zellen der *Vallisneria* zeigen auch Assimilation und Stärkebildung: „zu diesen Funktionen tritt Zellhautbildung bei den Blattzellen von *Helodea*, von *Funaria*; es kommt hinzu Längenwachstum bei *Zygnema*, schließlich Teilung bei *Mesocarpus*, bei *Cladophora*, ja bei letzterer auch Zweigbildung, während bei *Oedogonium* zwar kein Wachstum, aber Teilung und Schwärmsporenbildung sich ereignen kann“ (1888, 550).

Plasmorrhhyse. — Mit BALBIANI (1898) sprechen wir gegenüber den Kontraktionen, welche hautlose Organismen in hypertonen Lösungen erfahren, von Plasmorrhhyse. Bei der Beschäftigung mit der Pflanzenzelle kommen als solche namentlich die an Myxomzetten-Plasmodien beobachteten Erscheinungen in Betracht (VOUK 1912, 685).

Plasmolyseform. — Die Form, welche die Hauptmasse des Protoplasmas der Zelle unter dem Einfluß wasserentziehender Mittel annimmt, wechselt nicht nur von einer Pflanzen- und Zellenart zur anderen, sondern auch bei gleichem Zellenmaterial mit den jeweils wirksamen Bedingungen.

Wenn der Protoplast rundliche Formen annimmt und überall dort, wo nicht die noch mit ihm verbundene Membran seine Form bestimmt, von konvexen Flächen umgrenzt wird, liegt „Konvexplasmolyse“ vor (Fig. 1a). In anderen Fällen bleibt die Abrundung des Protoplasten unvollkommen, und der Zelleninhalt behält eine dem Zellenlumen ähnliche zylindrische Gestalt; wir sprechen dann mit Rücksicht auf die im optischen Längsschnitt der Zelle sichtbare Form des Plasmaleibes von eckiger Plasmolyse. Bleibt der Protoplast mit ansehnlich großen Teilflächen an seiner



Membran hängen, und grenzt er mit konkaven Flächen an die Räume, welche zwischen ihm und der Membran vom Plasmolytikum in Anspruch genommen werden, so liegt Konkav- oder Krampfpasmolyse vor (Fig. 1b—d). Die erwähnten Räume stellen Kugelsegmente dar oder ähnliche Körper. Beim Fortschreiten der Plasmolyse stehen allem Anschein nach der Verbreiterung der zwischen Membran und Protoplasma liegenden kugelkalottenähnlichen Hohlräume oftmals geringere Widerstände im Wege als der Bildung neuer Hohlräume an Stellen, an welchen das Protoplasma bisher noch durchaus seiner Membran anlag. Lehrreiche und anschauliche Bilder liefern nach CHOLNOKY (1928) plasmolysierte Diatomeen; trotz der Symmetrie der Zellen hebt sich das Protoplasma oftmals nur auf einer Längsseite blasenartig ab und wird auf die gegenüberliegende Seite der Zelle gedrängt.

Das Wachstum der Hohlräume kann soweit gehen, daß ihre Höhe nahezu oder völlig die Breite der Zelle erreicht. In vielen Fällen schreitet ihre Vergrößerung in der Weise fort, daß das Verhältnis  $h:r$  und der Winkel, unter dem die Kugelflächen die Zellwand schneiden, unverändert bleiben; bei besonders zähem Protoplasma wird aber beim Fortgang des plasmolytischen Deformation dieser Winkel immer größer, und die Hohlräume zwischen Membran und Protoplasma können schließlich sogar über Halbkugelwölbung hinaus wachsen — dann sehen wir den Protoplasten wie mit verbreiterten Füßen auf der Membran aufrufen (Fig. 1c). Ja es können dieselben Räume sich fast ganz zu Kugeln gestalten, die bis auf schmale Strecken fast auf allen Seiten noch von Protoplasma umgeben werden (Fig. 1d). Plasmolyseformen, die der zuletztgenannten nahestehen, scheinen STEHR (1903, 75) als erstem aufgefallen zu sein, der bei Plasmolyse von Wurzelhaaren an ihrer Spitze zunächst „eine Art Vakuole“ wahrnahm, die das Protoplasma zunächst noch mit einem feinen, ringförmigen Saum umgibt.

Bei *Allium*-Zellen mit besonders hoher Protoplasmaviskosität fallen an den Schmalseiten die Stiefelknecht- und Rocheneierformen auf, die dadurch zustande kommen, daß sich das Protoplasma bei der Plasmolyse an einer (vgl. Fig. 1d oben) oder beiden Schmalseiten der Zelle von den Querwänden weit zurückzieht, an den Längswänden aber liegen bleibt. Abbildungen, welche von der vielzerklüfteten Form eines konkav plasmoly-

lysierten Zellenleibes eine Vorstellung geben, hat GRAVIS veröffentlicht (1898, Fig. 263, 264). Die dem Beschauer zugewandte Seite eines Protoplasten täuscht mit ihren zahlreichen halbkugelähnlichen Einbuchtungen zuweilen das Bild einer siebähnlichen Durchlöcherung vor.

Von einer Schilderung der Formen, die der Plasmolyse und dem sich kontrahierenden Protoplasma durch mechanisch mehr oder wenige widerstandsfähige, lebendige oder tote Inhaltskörper aufgezwungen werden können, sehe ich hier ab; ich verweise nur auf die in Fig. 2 gezeigte, an *Spirogyra*-Zellen auftretende „Schraubenplasmolyse“ (WEBER 1925b; SCARTH 1924, 103), von der wir mit WEBER dann sprechen, wenn der Chloroplast zähe genug ist, um seine Schraubenform dem sich kontrahierenden Zellenleib aufzunötigen, — auf die an Diatomeen beobachtete formende Wirkung der Chromatophoren auf die Plasmolyseform (CHOLNOKY 1928) und auf die durch Karotinkristalle den Protoplasten von *Daucus* gegebenen Kontraktionsformen (KÜSTER 1928).

Die Verschiedenartigkeit der Plasmolyseformen ist schon so lange bekannt, wie die Plasmolyse selbst. (Vgl. Text und Abbildungen bei PRINGSHEIM, 1854, Taf. 3, Fig. 18, 21; NÄGELI 1855 u. a., siehe auch HEILBRUNN 1928, 49, 50.) In neuerer Zeit erst ist darauf hingewiesen worden, daß mit dem physiologischen Zustand des Zelleninhaltes sich seine Plasmolyseform gesetzmäßig wandelt. Namentlich WEBER (1921a, 1924a, b, c, d, 1925a, b, d, 1927) hat dargetan, daß die Wandlung von der Konkav- zur Konkavplasmolyse stets einer Erhöhung der Viskosität des Plasmas entspricht, so daß — so groß auch der Einfluß der „Adhäsion“ und anderer Faktoren auf die Ausbildung der Plasmolyseform sein mag — aus dem Auftreten der Konkavplasmolyse auf besonders hohe Viskosität geschlossen werden darf. SZÜCS (1913), PRÁT (1922), CHOLODNY (1924), WEBER (1924d), KÜSTER (1926) u. a. zeigten, daß die Behandlung des Protoplasmas mit chemischen Agentien seine Plasmolyseform beeinflusst: WEBER sah die Protoplasten der *Spirogyra varians* in Glycerin sich eckig, in  $\text{KNO}_3$  sich konvex kontrahieren, — SEIFRIZ (1923) durch 10proz. Alkohol, WEBER (1924d, 1925a) durch Äther die Plasmolyseform sich besser runden. Wässern von Zellen d. h. ein längeres Bad der Präparate in destilliertem Wasser fördert nach den übereinstimmenden Befunden der Autoren das Eintreten einer konvexen Plasmolyse — nach WEBER (1924, 634)



Fig. 1a

Fig. 1b

Fig. 1c

Fig. 1d

Fig. 1. Plasmolyseformen. *a* Konvexplasmolyse; *b* Konkavplasmolyse; *c* und *d* Konkav- und Krampfplasmolyse verschiedener Grade. Original.



Fig. 2a

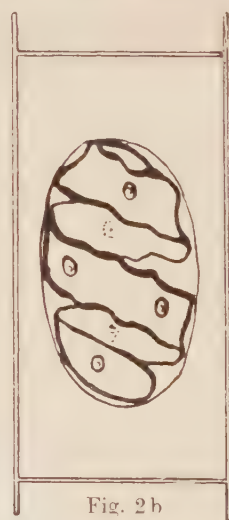


Fig. 2b

Fig. 2. Schraubenplasmolyse bei *Spirogyra porticalis*. *a* Zelle mit einem Chromatophoren von normaler Zähigkeit; der Protoplast wird bei der Kontraktion schraubenähnlich deformiert; *b* Zelle mit nachgiebigem Chromatophoren, der auf die Plasmolyseform keinen Einfluß hat. Nach

SCARTH.

deswegen, weil die in der Oberflächenschicht des Protoplasmas liegenden Phosphatide erweicht und herausgelöst und dabei die Widerstände, die der kapillaren Abrundung des Protoplasmatropfens im Wege stehen, gemindert werden; die Wirkung des Wässerns auf die Phosphatide ist freilich nicht unumstritten (vgl. STEWARD 1928, dort weitere Literaturangaben). Nach WEBER (1925c) zeigen Schließzellen von *Vicia faba* bei offenem Spalte konkave, bei geschlossenem Spalte konvexe Plasmolyseformen (Fig. 3). Während der Vorbereitungen zur Kopulation ändern sich bei Spirogyren die Viskosität des Protoplasmas und mit ihr die Plasmolyseform (WEBER 1925d; LLOYD 1925 und besonders 1928).

CHOLODNY (1924) gibt Fingerzeige, zwischen Plasmolyseform und Plasmaviskosität einerseits, ökologischen Kennzeichen der

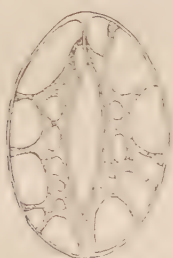


Fig. 3a



Fig. 3b

Fig. 3. Plasmolyseform von Schließzellen. a Schließzellen mit offenem; b mit geschlossenem Spalt. Nach WEBER,

Pflanzen andererseits Beziehungen zu finden: bei Wasserpflanzen sind rundliche Plasmolyseformen vorherrschend, bei Landpflanzen unregelmäßige Formen.

Wenn das schaum- oder mosaikähnlich gebaute Protoplasma der Raphidenzellen mancher Orchideen (*Haemaria*, *Anoectochilus*) bei Plasmolyse sich nicht rundet, sondern die kantigen Formen des Zellenlumens beibehält (MOLISCH 1917), so erklärt sich diese Formenkonstanz aus dem hier besonders groben Spumoidbau des Zellenleibes und dem Widerstande, den ein Schaumgebilde gegenüber deformierenden Einwirkungen zu leisten vermag (vgl. z. B. RHUMBLER 1914, 547ff.).

Eigenartige Plasmolyseformen kommen zustande, wenn die Verbindung des Protoplasmas mit der Membran an verschiedenen

Teilen der Zelle ungleich fest ist. Die Kontraktionsformen, die der Protoplast bei Wasserentziehung annimmt, machen auf Beziehungen aufmerksam, die zwischen Membran und Protoplasma bestehen, und die beim Studium der normal turgeszenten Zelle nicht wahrnehmbar werden. Nach dem, was oben (s. S. 6ff.) über diese Beziehungen zu sagen war, muß die Frage offen bleiben, ob lediglich von ungleich starker Adhäsion des Protoplasmas an die Wand zu sprechen ist, oder ob kompliziertere Beziehungen zwischen der Zellwand und dem ihr aufliegenden und in sie „eingelassenen“ Protoplasma wirksam werden.

WEBER (1925d) und LLOYD (1926) machen auf die Unterschiede der Plasmolyseform männlicher und weiblicher Gameten von *Spirogyra* aufmerksam: der männliche läßt sich durch Plasmolyse nicht von dem Septum der Kopulationsbrücke trennen; der weibliche haftet an ihm nicht fester als an den anderen Teilen der Membran — so daß die Annahme nahe liegt, daß wenigstens der erstere mit verschiedenen Stellen der Membran verschieden stark verbunden ist. Gleiches gibt ROTHERT für die Sporangien der *Saprolegnia* und die *Notommata*-Gallen der *Vaucheria* an (1896, 559). REINHARDT (1899, 435) sah in wachsenden Wurzelhaaren und in solchen, die ihr Wachstum bereits abgeschlossen hatten, die Protoplasmaleiber sich in gesetzmäßig unterschiedlichen Formen von der Membran abheben, so daß der Anschein erweckt wurde, daß die Beziehungen des Protoplasmas zu seiner Membran in verschiedenen Stadien der Entwicklung ungleich sind und ungleichen Einfluß auf die Plasmolyseform gewinnen können. KRABBE (1887, 419) bemerkte, daß das Protoplasma der Bastfasern oftmals mit den in ihnen entstandenen Membrankappen auffallend fest verbunden ist, so daß es durch Plasmolytika kaum von ihnen zu trennen ist, während es von den Längswänden sich leicht abhebt.

Bekannt ist das Verhalten der in den Zellen einreihig gebauten Haare liegenden Protoplasten: bei den Haaren vieler Arten löst sich bei Plasmolyse der Zellinhalt zunächst von den Längswänden ab; fester haftet er an den Querwänden, an welchen er manchmal erstaunlich zähe sich erhält. Besonders auffallend sind die an den anthozyanerfüllten Haaren von *Gynura aurantiaca* sichtbaren Plasmolyseformen (Fig. 4). In den Kopfzellen vieler Drüsenhaare ist das Protoplasma von den kugeligen Anteilen der Membran schon überall getrennt, während es der Querwand,



die den Kopf vom Stiele trennt, noch anliegt. Wenn an den beiden Enden gestreckter Zellen der Inhalt zu verschiedenen Formen sich ballt, entstehen oftmals die „ballonförmig“ kontrahierten Protoplasten, die wohl HÖHLKE (1902, Fig. 6 u. 7) zuerst beachtet hat (Drüsenhaare von *Aspidium*). Ähnliche — wenn auch nicht so regelmäßige — Plasmolyseformen wie in den Haaren der



Fig. 4



Fig. 5

Fig. 4. Plasmolyseformen: Haarzellen von *Gynura aurantiaca*. Das plasmolysierende Mittel ( $n\text{-KNO}_3$ ) ist von der Haarbasis her in die Zellen vorgedrungen. Der Protoplast hat sich überall von den Längswänden abgehoben: an der basalen Querwand haftet er meist nur noch mit einem strangförmigen Stück, an der anderen Querwand mit trichterförmig verbreiteter Masse. Original.

Fig. 5. Abtrennung und Umstülpung der innersten Zellwandlamelle nach mechanischem Druck (*Spirogyra*). Nach REINHARDT.

*Gynura* entstehen in vielen anderen Haaren, z. B. den der Perigons von *Aristolochia*. Nicht alltäglich sind die Plasmolyseformen, die in ihren Haaren zustande kommen, wenn der Protoplast sich zu einer auf der Querwand aufruhenden Halbkugel formt und hiernach diese mit kalottenförmiger Höhlung sich auch

von ihrer Querwand abhebt: der Protoplast gleicht alsdann einem tief eingedellten Gummiball und ist nur noch mit einer schmalen ringförmigen Fläche mit der Querwand verbunden.

Daß nicht nur an Haarzellen, sondern auch an anderen besonders langgestreckten Zellen die zylindrischen Wandstrecken früher von Protoplasma entblößt werden als die kurzen Querwandflächen, haben bereits NÄGELI (1855) und HOFMEISTER (1867, 25) für Fadenalgen, für *Vallisneria* u. a. festgestellt. Vielleicht bedeutet es für das Leben der Zelle unter besonderen Umständen einen grundsätzlichen Unterschied, ob der lebendige Inhalt nur an den Längs- und freien Außenwänden oder auch an den Querwänden abgehoben wird; Plasmolyse der ersten Art wird nach PANTANELLI (1904, 342) bei *Aspergillus* in wenigen Minuten ausgeglichen, Querwandplasmolyse oder Abhebung des Protoplasmas von der Spitze wachsender Zellen bringt den Zellenleib in einen „Starrezustand“.

Die Zellwand der Diatomeen umgibt den lebendigen Zelleninhalt mit einer differenzierten Hülle, die mit ihm an verschiedenen Stellen auffallend ungleich fest verbunden scheint. Die ersten Mitteilungen über die an Diatomeen beobachteten Plasmolysen oder plasmolyseähnlichen Zustände stammen wohl von PETIT (1878); mit vielen Details hat neuerdings CHOLNOKY (1928) über die Plasmolyseformen der Diatomeen, über polare, valväre, pleurale Plasmolyse berichtet, über den Einfluß schnell und langsam fortschreitender Wasserentziehung auf die Plasmolyseform und die feste Verbindung, die zwischen dem Protoplasma und der Raphe (1928, 492), der Gürtelbandseite und den Gallertporen bestehen kann.

Vergleichbar ist das Verhalten der mit Zilien ausgestatteten Spirillen: bei Plasmolyse löst sich der Zellenleib nicht an den Polen der Zelle von der Wand ab, sondern bleibt an diesen mit einem größeren oder kleineren Plasmotropfen hängen; ein Grund, diese für besondere mit den Zilien in Beziehungen stehende plasmatische Organe zu erklären, liegt nicht vor (A. FISCHER, 1895, YAMAMOTO 1910, FUHRMANN 1910, RAICHEL 1928).

Hinweise darauf, daß die Adhäsion des Protoplasmas an die Zellwand unter verschiedenen Umständen in der nämlichen Zelle verschieden hohe Werte erreichen und sich während des Versuches offenbar unter dem Einfluß der angewandten anomalen Bedingungen ändern kann, hat HÖFLER gegeben (1918a, c): während

bei Beginn eines Plasmolyseversuches die Adhäsion — möge man das Wort in dem einen oder anderen Sinne nehmen — erheblich hoch ist, so daß sie unter Umständen bei Behandlung mit nur schwach hypertонischen Lösungen sogar einer Plasmolyse entgegenwirken kann (HÖFLER 1918a, 148), nimmt sie im Stadium der Endplasmolyse so stark ab, daß schwache Kräfte bereits ausreichen, um den Protoplasmaneniskus innerhalb des Zellenlumens zu verschieben (1918c, 433) — vielleicht sind es geringe Breitenunterschiede der Zelle, welche die Protoplasten veranlassen, von den schmaleren an die breiteren Stellen zu gleiten<sup>1)</sup>).

In denjenigen Zellen der Endodermen, deren Radialwände einen Casparyschen Streifen aufweisen, tritt „bandförmige“ Plasmolyse ein, d. h. die sich kontrahierende Protoplasma-masse bleibt an den Streifen besonders fest haften — es scheint, daß ihren besonderen chemischen Qualitäten eine besondere feste Adhäsion des Protoplasmas entspricht (vgl. GRAVIS 1898, 29, Fig. 98; BEHRISCH 1926). — Bandplasmolysen fand GRAVIS (1898, Fig. 240) auch in Epidermiszellen (vgl. auch unter S. 38).

Die feste Verbindung zwischen Membran und Protoplasma kommt entweder dadurch zum Ausdruck, daß bei der plasmolytischen Kontraktion das Plasma an der in seiner Form festgelegten Membran hängen bleibt — oder daß die Membran dem schwindenden Zellinhalt folgt. Dieser Fall wird nur dann eintreten können, wenn die Membran dünn und leicht deformierbar ist. Daß zumal an großen Zellen wie den der *Tradescantia*-Haare Faltungen und Knickungen der Membran ohne Plasmolyse sichtbar werden können, ist allen Mikroskopikern bekannt.

Dazu kommen noch anders geartete Veränderungen der Membran.

Wenn nicht die ganze Zellwand, so können doch wenigstens ihre innersten Lamellen durch die Plasmolyse und die Deformation des Zellenleibes in Mitleidenschaft gezogen werden. Bei jungen *Urtica*-Brennhaaren kontrahiert sich nicht selten bei Plasmolyse die innerste Zellwandschicht — ob nur deswegen, weil die Wirkung

---

1) Verschiebungen der Protoplasmaneniskien können unter besonderen Umständen dadurch vorgetäuscht werden, daß jene an einem Pole unter osmotischer Wasserabgabe sich zurückziehen, an anderen unter Wasseraufnahme ihre Plasmakappe vorwärts schieben (KÜSTER 1929, 157).

des Turgordruckes auf eine besonders stark dehbare Lamelle nachgelassen, oder weil beim Vorgang der Plasmolyse eine Entquellung stattgefunden hat, bleibt fraglich. Daß eine solche auch nach der plasmolytischen Trennung des Protoplasmas von der Membran diese noch zu meßbarer Verkürzung bringen kann, hat unlängst KRASNOSSELSKY-MAXIMOW (1925) gezeigt.

Weiterhin werden wir dann, wenn unter der Einwirkung wasserentziehender Mittel zugleich mit dem Zellinhalt auch die Membran oder einzelne Schichten von ihr deformiert werden, zu prüfen haben, ob ein besonders geringes Maß von Permeabilität die Membran zum Kollabieren veranlaßt. Auf eigenartige Deformationen der Zelle, die durch tiefe Eindellungen der Außenwände zustande kommen, hat BRILLIANT für Moosblätter (*Mnium*) hingewiesen (1927, 158).

Durch äußere Mittel kann die Permeabilität der Membranen verändert, und Zellen, deren Inhalt sonst die gewohnten Plasmolyseformen zeigt, können zum Kollaps des Lumens gebracht werden (Wirkung von Al-Sulfat auf die Zellen von *Chara* — vgl. JOST 1929, 14).

Auf den Kollaps plasmareicher zellsaftarmer oder zellsaftfreier Zellen kommen wir später (Fig. 9) zu sprechen.

REINHARDT (1899, 456) beobachtete die Zellwand von *Spirogyra*-Zellen, die 24 Stunden in schwacher Kongorotlösung gelegen hatten: bei mechanischem Druck und nach Verletzung der Zellen sah er die innerste Lamelle sich verkürzen und handschuhfingerartig nach innen umstülpen (Fig. 5). Die Mechanik des Vorganges ist ungeklärt; vielleicht ist an ihm eine besonders feste Verbindung der Zellenleibes mit der Querwand nicht unbeteiligt.

Welche Deformationen die Wand unvollkommen plasmolysierbarer Zellen nach Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln durchmacht, wird später auseinander zu setzen sein. —

Ohne weiteres verständlich ist, daß die Form des plasmolytisch sich kontrahierenden Zellenleibes verschieden ausfallen muß, je nachdem ob das wasserentziehende Mittel zu allen Teilen der Zelle und der Oberfläche ihres Inhaltes gleichermaßen Zutritt hat, oder ob es dauernd oder wenigstens zunächst nur bestimmte Anteile der Protoplastenoberfläche anzugreifen vermag.

Namentlich an einzellreihigen Haaren, die man von der Epidermis abschneidet, läßt sich der Einfluß lokalen Wasserentzuges deutlich machen (vgl. z. B. PFEFFER 1890b, 275, zuletzt noch

SCHRÖDTER 1926, 34, 42): das Plasmolytikum wird durch die kutikularisierte Wand von dem lebendigen Inhalte ferngehalten: es kann nur von der Schnittfläche her zu diesem vordringen, so daß der Wasserentzug zunächst nur an einer Querwandfläche wirkt. Bei vielen Haaren beginnt die Plasmolyse an der Wundseite, in dem hier zunächst der Protoplast sich an den „Ecken“ von der Membran abhebt oder an ihr sich zuerst zur Kalotte formt, während an dem distalen Ende der Situs noch normal bleibt (*Hypoestes* usw.); — oder wir sehen nach längerer Einwirkungsdauer den Protoplasten an der wundseitigen Querwand und an der gegenüberliegenden mit verschieden geformten Strängen haften (*Gynura* u. a., vgl. Fig. 4).

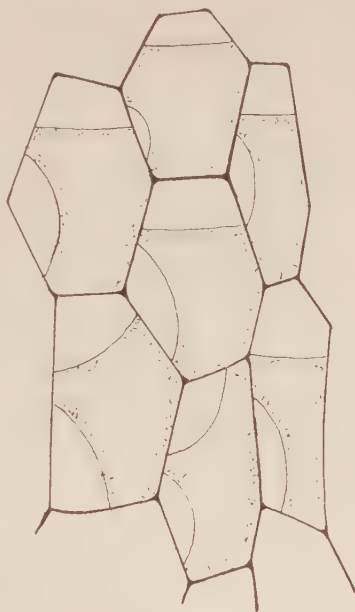


Fig. 6 zeigt ein Epidermispräparat von *Rhoeo*; alle Zellen sind plasmolysiert, und ihr Inhalt hat Plasmolyseformen angenommen, die sich in auffallend hohem Maße ähnlich sind: in jedem Zellenlumen ist der Inhalt auf der in unserer Figur nach oben gewandten Querwandseite und an der nach links gewandten Längsseite in der einen oder anderen Weise von der Membran zurückgewichen; die dargestellten Zellenstammen von der Ecke eines vierkantigen Gewebeschnittes, so

daß die Zellen von oben und von links her mit dem Plasmolytikum versehen und von dort her zuerst von ihm angegriffen wurden.

Wie zu erwarten, sind Plasmolyseformen der hier beschriebenen Art schnell vergänglich und nur in den ersten Stadien der Plasmolyse zu erfassen.

Fig. 6. Einseitige Plasmolyse. Epidermis von *Rhoeo discolor*. 7 Stunden in arteigenem Preßsaft. Die Plasmolyseformen sind in allen Zellen zahlreicher Zellenreihen einander ähnlich; der Zelleninhalt hat sich an denjenigen Stellen von der Wand zurückgezogen, an welchen das Plasmolytikum vorzugsweise Zutritt zu ihm gefunden hat. Original.



Zusammenfassend dürfen wir feststellen, daß einseitige oder „halbe“ Plasmolysen auf verschiedene Weise zustande kommen können — entweder durch ungleich feste Bindung des Protoplasmas an verschiedene Teile der Wand oder durch ungleich starken und schnellen Angriff des Plasmolytikum auf die verschiedenen Teile der Zelle. Die ungleich feste Bindung des Protoplasmas an die Wand kann zu den Eigentümlichkeiten der normalen Zelle gehören oder unter anomalen Einwirkungen, von welchen später noch die Rede sein wird (vgl. Abschnitt 5), zustande gekommen sein; der ungleichartige Angriff des Plasmolytikum erklärt sich bald aus normalen histologischen Umständen, welche verschiedene Teile der Zelle dem wasserentziehenden Mittel in ungleichem Grade zugänglich machen, oder aus den Wirkungen eines Traumas oder aus der an verschiedenen Teilen der Zelle ungleichartigen Permeabilität der Zellenwand. Eine solche scheint neben anderen Faktoren beim Zustandekommen der von BRILLIANT (1927) an Moosblättern studierten einseitigen Plasmolysen beteiligt zu sein: nach Behandlung mit 1.25 Mol Maltose ziehen sich in den Zellen der Blätter von *Catharina* die Protoplasten in der Richtung vom Mittelnerv zum Blattrand zurück, und an den aus den Blättchen geschnittenen Stücken ließ sich zeigen, daß an den Längswänden das Plasmolytikum früher seine Wirkung äußert als an den Querwänden.

WEIS (1926b, 247) beobachtete an den Sporangienträgern des *Pilobolus* verschiedenartiges Verhalten des Protoplasmas am Kopf- und Stielteil: in jenem tritt schnell Plasmolyse ein, in diesem bleibt sie aus; er erklärt die Erscheinung durch ungleiche Permeabilität der Zellenanteile; der Fußteil des Sporangiums läßt das Wasser der Zellsaftes schneller ausströmen als der Kopfteil.

Daß Verkürzungen des Protoplasmaschlauches zuweilen zu Zerreißung und Durchlöcherung führen können, werden wir im 2. Kapitel bei Behandlung der Kontraktionserscheinungen zu erwähnen haben.

Anomale Plasmolysen. — Daß sich lebende Protoplasten innerhalb ihrer Zellwand stark zusammenziehen können, ohne daß die Einwirkung hypertotonischer Medien sie zu Wasserabgabe genötigt hätte, ist eine aus der normalen Zytogenese von zahlreichen Beispielen her bekannte Erscheinung. Sehr oft geht solche Volumenreduktion, bei der eine starke Wasserabgabe die

Hauptrolle spielt, der Bildung endogener, geschlechtlicher wie ungeschlechtlicher Fortpflanzungszellen voraus. Jede Plasmolyse, der eine Umhütung der Protoplasten folgt, darf nach KLEBS (1888, 504) als eine experimentell herbeigeführte „Vollzellbildung“ betrachtet werden: mit BERTHOLD (1886, 288) sieht KLEBS das Hauptkennzeichen dieser Verjüngungsvorgänge in der Kontraktion des Zellenleibes und geht über die Unterschiede in der Mechanik der Kontraktionsvorgänge hinweg.

Daß dieselbe Wasserabgabe, die der Bildung der genannten Fortpflanzungszellen vorausgeht, auch in vegetativen Zellen eine ebenso häufige wie lebenswichtige Erscheinung bedeutet, hat HOFMEISTER (1867, 45) erläutert: eine „langsame Wanderung des Protoplasma, auch desjenigen des relativ ruhenden Wandbelegs, kommt allen Algen und Pilzen zu, deren Vegetationsorgane röhrenförmige Zellen mit unbegrenztem Wachstum der Spitzen sind: den Siphoneen, Saprolegnieen und Verwandten; und in allen, irgend größere Länge erlangenden Pollenschläuchen. Die älteren hinteren Teile derselben werden endlich vom Protoplasma völlig entleert. Nachdem die innere Masse des Protoplasmas schon früher nach der wachsenden Spitze der fadenförmigen Zellen hin sich begab, zieht endlich auch der Wandbeleg von der Innenfläche der Zellhaut sich zurück, sein Volumen verkleinernd, und rückt nach derselben Richtung hin weiter. Ältere Teile der Fäden von *Vaucheria*, *Saprolegnia*, *Pilobolus* werden so allmählich protoplasmaleer.“

Auf ähnliche Protoplasmaverlagerungen vegetativer Zellen geht das von RACIBORSKI (1907), zuletzt von LAIBACH (1928, 342) beschriebene Schrittwachstum der Hyphen von *Basidiobolus* u. a. zurück.

Über die Mechanik dieser und ähnlicher Plasmolysen, Kontraktionen oder Systolen ist trotz dem großen physiologischen Interesse, das ihnen zukommt (vgl. z. B. RACIBORSKI 1907 oder BENECKE & JOST, 2, 1923, 10), noch wenig oder nichts bekannt. Sicherlich werden sich auch im Bereiche dieser Erscheinungen Beziehungen aufdecken lassen zwischen dem, was aus der normalen Zytogenese für alternde Zellen oder Zellenteile bekannt ist, und einem unzweifelhaft pathologischen Geschehen. —

Im Bereich des Pathologischen sind Plasmolysen, die sich durch das geläufige Osmometerschema nicht erklären lassen, weit verbreitet, gleichwohl aber noch wenig erforscht, ja kaum beachtet

worden. Es hat den Anschein, als ob für die Mechanik dieser pathologischen Kontraktionserscheinungen eine einheitliche Erklärung keineswegs ausreichen und nicht zu finden sein wird, und daß physikalische Vorgänge sehr verschiedener Art zu äußerlich übereinstimmenden Bildern führen. —

„Negative Osmose“ liegt vor, wenn im Osmometer der Flüssigkeitsstrom vom Orte höheren osmotischen Druckes zu dem des geringeren hin gerichtet ist, — oder wenn das Wasser zwar zur Stelle höheren osmotischen Druckes hin sich begibt, aber in stärkerem Maße, als nach den physikalisch-chemischen Qualitäten der Medien sich zunächst erwarten ließ. Zur Erklärung der negativen Osmose und anderer anomaler osmotischer Vorgänge hat man auf die Quellbarkeit der dem Versuch dienenden Membranen und auf die an beiden Membranseiten in Flüssigkeiten verschiedener Zusammensetzung ungleich stark erfolgende und ungleich schnell fortschreitende Quellung Bezug und für nicht quellbare Membranen die Wirkung der in ihnen auftretenden elektrischen Kreisströmchen in Anspruch genommen (HÖBER 1926, 153ff., s. auch BENECKE & JOST 1924, I, 46, STERN 1919, 1924, 27).

Wir wissen vorläufig nichts über die Anwendbarkeit der am toten Objekte gewonnenen Erkenntnisse auf die lebendige Pflanzenzelle; es kann aber nicht zweifelhaft sein, daß wir bei Erforschung der an ihr auftretenden osmotischen Erscheinungen mit den Phänomenen anomaler Osmosen zu rechnen haben werden. Eine nähere Prüfung dieser Fragen verspricht auch auf die weiter unten behandelten Erscheinungen der Plasmoptyse u. a. m. Licht zu werfen. STERN (1919, 339, vgl. auch BLACKMAN 1921) hat bereits auf einige botanisch-zellphysiologische Beobachtungen hingewiesen, die zu den anomalen Osmosen in Beziehung zu stehen scheinen; zu diesen möchte ich auch die Erscheinungen des „unmotivierten“ Zerplatzens und Explodierens rechnen, die schon oftmals an isolierten Protoplastatropfen (*Vaucheria* — vgl. GAIDUKOV, 1910, 54), an freischwimmenden Vakuolen (KÜSTER 1927) u. a. wahrgenommen worden sind. COLLANDERS negative Ergebnisse (1920) sollen von einer weiteren Prüfung der Frage nicht abhalten.

Als „Reizplasmolyse“ ist eine an Diatomeen beobachtete Form der plasmolytischen Kontraktion bezeichnet worden. BENECKE (1900, 554) und vor ihm SCHÜTT (1895, 110) und KARSTEN

(1899, 154) sahen an marinen Formen nach gelindem Druck, nach chemischer Reizung oder infolge greller Beleuchtung Plasmolyse eintreten. BENECKE stellte fest, daß das Abheben des Protoplasmas unmittelbar der Lichtexposition folgt und nach einiger Zeit der Verdunkelung wieder zurückgeht; man kann den Prozeß vier- oder fünfmal wiederholen; selbst zweimaliges Abheben des Protoplasmas schädigt nach BENECKE die Zellen nicht in erkennbarer Weise. — O. RICHTER (1909, 743) konnte an *Nitzschia putrida* keine Reizplasmolyse hervorrufen.

Von Reizplasmolyse spricht auch KEMMER (1928, 20) gegenüber den in schwach-sauren Medien beobachteten Kontraktionen (Epidermen von *Rhoeo*). —

An empfindlichen Zellen mariner Gewächse (Wurzelhaare von *Zostera*, Haare von *Polysiphonia* u. ähnl.) tritt nach Aufenthalt in süßem Wasser plasmolyseähnliche Kontraktion des absterbenden Zellenleibes ein (OSTERHOUT 1913); vielleicht liegen bei ihr wie bei manchen anderen „anormalen Plasmolysen“ Erscheinungen der Synaerese vor.

Nach NADSON & MEISL (1926) sollen Narkotika bei Hefezellen eine vorübergehende Kontraktion des Protoplasmas veranlassen. —

Plasmolytische Kontraktion des Zelleninhaltes als Folge mechanischer Reizung geben NÄGELI (1855, 13) bereits für *Spirogyra* und HOFMEISTER (1867, 303) für *Nitella* an (vgl. auch PFEFFER, 1904, 2, 450). Überaus fesselnd ist die Beobachtung der plasmolytischen Kontraktionen, die sich an den Thallusspitzen von *Bryopsis*, zumal an den Spitzen der kleinen Fiederästchen, unter dem Einfluß mechanischen Druckes abspielen. Oftmals — bei Untersuchung der im Aquarium kultivierten Exemplare — genügen bereits die bei der Herstellung des Präparates unvermeidlichen mechanischen Angriffe, um die Protoplasten zur Ablösung von der Wand zu bringen; sie lösen sich an der Spitze meist glatt von dieser ab und kontrahieren sich zusehends mit wohlgerundeter Spitze; seltener ist eine Adhäsion des Plasmas an der Wand bemerkbar, der Umriß des Protoplasten nimmt alsdann lobose Formen an, und hier und da bleibt gelegentlich ein kleiner Anteil des Protoplasten in dem geräumten Teil des Lumens liegen. Nach einigen Augenblicken verlangsamt sich die Kontraktionsbewegung und kommt zum Stillstand. — Ähnliche anomale Plasmolysen haben bei *Derbesia* vielleicht

(KLEMM 1894b, 25) vorgelegen, der unter dem Einfluß der Verwundung den Turgor der Schläuche schwinden und den Plasmaleib sich zusammenziehen sah — Deformationen, „die ganz so sich vollziehen, wie bei Einwirkung plasmolytischer Lösungen auf langgestreckte Zellen und nach den Gesetzen, die hierfür maßgebend sind.“ —

Neuerdings hat KÜSTER (1929) mit Beobachtungen an höheren Pflanzen neue Beiträge zu derselben Frage gebracht. Nach Verwundung mancher Pflanzengewebe tritt spontan Plasmolyse ein (Epidermen von *Rhoco discolor*, *Sinningia* u. a.) — zumal, wenn mechanische Reizung auf die Zellen gewirkt hat (*Rhoco*). Das Perigon von *Scilla sibirica* zeigt in allen Zellen der abgezogenen Epidermen kräftige Plasmolysen. —

Wenn die vitale Abgabe von Wasser seitens eines lebendigen Protoplasten so gering ist, daß das von einer völlig entspannten Zellmembran umschlossene Lumen noch vom Zellenleib erfüllt wird, und die Membran noch mit ihm in Berührung bleibt, so treten die aus dem normalen Zellenleben von den Variationsbewegungen her bekannten Zellverkürzungen ein.

Die Bedeutung, welche seismische Reize für das Zustandekommen normaler Variationsbewegungen haben, dürfte auch für Vorgänge pathologischer Wasserabgabe sehr groß sein. Für Vorgänge der anomalen Plasmolyse und der Vakuolenkontraktion ist nicht nur die Abhängigkeit von traumatischen Einwirkungen, sondern insbesondere auch von mechanischer Reizung erwiesen oder wahrscheinlich gemacht worden. Wenn JANSE (1926, 1927) an mechanisch gereizten Wurzeln starke Wasserabgabe seitens der lebendigen Zellen an die Interzellularräume eintreten sah, so handelte es sich offenbar um eine recht tiefgreifende Störung des Zellenlebens, da nach JANSE die gereizten Zellen auch Anthozyan durch ihr Protoplasma nach außen abgeben (1927, 18). —

Von anomalen Plasmolysen ist von früheren Autoren bereits wiederholt und in verschiedenem Sinne gesprochen worden. Die von DE VRIES (1884, 297; 1885, 569) als anomal bezeichneten Plasmolysen sind es nicht im Sinne der hier gegebenen Bemerkungen. Der genannte Forscher nennt diejenigen in Rohrucker und anderen Medien vollzogenen Plasmolysen anomal, die nicht nach kurzer Zeit zu einem osmotischen Gleichgewicht führen und zu einem Stillstand der osmotischen Schrumpfung, sondern bei welchen die Protoplasten auch bei Verwendung mäßig-starker



Lösungen fortschreitend immer kleiner werden. Die Erscheinung erklärt sich durch die zunehmende Durchlässigkeit des Protoplasmas: Der Gehalt der Zelle an osmotisch wirksamer Substanz wird immer geringer, die Abgabe von Wasser schreitet immer weiter vor.

Ebensowenig hat KEMMERS abnorme Plasmolysierbarkeit (1928 — stärkere Kontraktion geschädigter *Rhoco*-Zellen in Rohrzucker als in isotonischem  $\text{KNO}_3$ ) etwas mit den hier erläuterten „Anomalien“ zu tun.

„Anomale Plasmolyse“ unter dem Einfluß tiefer Temperaturen beobachtete GREELEY 1901 an *Spirogyra*. Inwieweit die Erscheinung als Plasmolyse bezeichnet und mit den anderen hier genannten Erscheinungen verglichen werden darf, wird erst nach genauer Untersuchung zu beurteilen sein. LIVINGSTON (1903) teilt mit, daß von den abgekühlten *Spirogyra*-Protoplasten nicht reines Wasser, sondern eine Lösung abgegeben wird, deren Gefrierpunkt nicht unerheblich unter Null liegt.

**Plasmoschise.** — Abgesehen von den kleinen Anteilen, die als netzartiger Belag oder in Form feinsten Tropfen an der Membran haften bleiben (s. o. S. 6), kontrahiert sich bei der Plasmolyse der ganze Plasmaleib.

Von Plasmoschise ist zunächst dann zu sprechen, wenn ein nicht geringer Teil des Protoplasmaleibes seine Wandstellung behält, und nur die den Zellsafräum umhüllende Schicht sich kontrahiert — oder wenn zwar eine allseitige Ablösung des Protoplasmas von der Wand erfolgt, dieses aber gleichsam auf halbem Wege stehen bleibt, während sich die Vakuolenhülle weiter kontrahiert und sich von ihm trennt. Als Plasmoschise oder Plasmaspaltung darf dieser Vorgang bezeichnet werden, da sich bei ihm das Protoplasma in deutlich erkennbare Schichten spaltet, und zwischen den äußeren Lagen des Plasmaleibes und der Vakuolenhülle schließlich ein ansehnlich weiter Raum klafft, der oftmals von ganz ähnlichen Plasmafäden durchzogen wird, wie bei der Plasmolyse der zwischen Zellwand und Protoplast liegende Raum. Die Fäden sind bei der Plasmoschise freilich nicht so zahlreich und nicht so fein, wie die bei Plasmolyse gleichartiger Zellen ausgespannenen (vgl. Fig. 7). Wie verschiedenartig sich der Vorgang plasmolytischer Deformation des Zellinhalts abspielen kann, wenn während seines Verlaufs ein Teil des wandständigen Proto-

plasmabelages abstirbt, hat DE VRIES (1885, 481, 485ff. u. a.) für zahlreiche Objekte beschrieben (*Tradescantia*, *Zea* usw.).

Die Vakuole wiederholt bei ihrer plasmoschitischen Kontraktion den ganzen Formenreichtum, den wir bei der plasmolytischen Kontraktion des Plasmaleibes kennen gelernt haben: die Umrisse der Vakuolen sind konkav oder konvex; die Vakuolen teilen sich, sie hinterlassen an dem wandständigen Protoplasma zahlreiche kleine Teilvakuolen (Fig. 7b) usw.

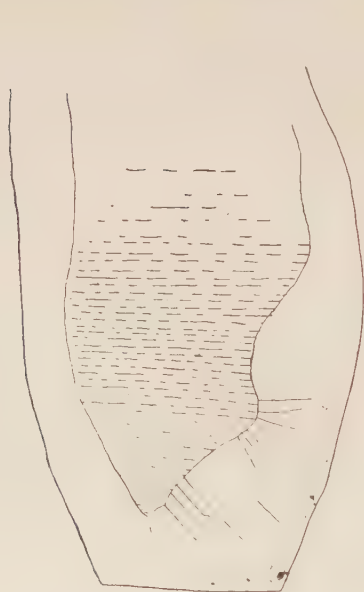


Fig. 7a



Fig. 7b

Fig. 7. Plasmoschise. Epidermis von *Allium cepa*. Nur diejenigen Teile der Zellen sind gezeichnet, an welchen sich deutliche Plasmafäden zwischen der Vakuolenhülle und dem wandständigen Protoplasma gebildet haben. Nach KÜSTER.

Seitdem DE VRIES (1885) gezeigt hat, wie leicht es durch kräftige Plasmolyse gelingt, die Vakuolenwand von dem absterbenden wandständigen Protoplasma zu trennen, ist diese Art der Plasmoschise von sehr zahlreichen Autoren — ich nenne von den frühesten nur WENT (1888), WAKKER (1888), BOKORNY (1888), LIDFORSS (1898, 308) — immer wieder beobachtet und beschrieben worden.

Die Spaltung des Protoplasmas kann noch in anderer Weise vor sich gehen — derart, daß die den Chlorophyllapparat einschließende Schicht an der Kontraktion teilnimmt und sich von der membranständigen trennt. Gerade Veränderungen dieser Art haben den Autoren vorgelegen, die zuerst von Plasmoschise (ISRAEL 1897, KNY 1897; von früheren Autoren vgl. z. B. BOKORNY 1888, 213, DE VRIES 1889) gesprochen haben. Das bereits von ihnen gewählte Objekt, die Zellen der *Spirogyra*, ist bis heute für Plasmoschisebeobachtungen bevorzugt geblieben (vgl. SCARTH 1923, LAPICQUE 1924, SCARTH 1924b, WEBER 1929b u. a.). —

Plasmoschise ist in vielen Fällen als Absterbeerscheinung leicht zu erkennen. Wenn der Hauptmasse des Protoplasmas irgendwelche Angriffe das Leben genommen haben, und es permeabel geworden ist, reagiert nur noch die semipermeabel gebliebene Vakuolenhülle auf Zusatz des hypertonischen Mediums mit Kontraktion.

Wenn wir ohne Anwendung wasserentziehender Mittel Plasmoschise der einen oder der anderen Art eintreten sehen, so liegt ein in seiner Mechanik erst unvollkommen erklärbarer Vorgang vor. Vielleicht sind an ihm Kontraktionsphänomene beteiligt, wie sie im zweiten Kapitel bei Behandlung der Erstarrungserscheinungen zu besprechen sein werden, und wie sie möglicherweise auch bei denjenigen Formwechselvorgängen im Spiele sind, die in den letzten Jahren als Vakuolenkontraktion wiederholt beschrieben worden sind. —

Vakuolenkontraktion. — Es handelt sich bei dieser um eine oft weitgehende Volumenabnahme der Vakuole, der aber keineswegs Tod oder Verlust der Semipermeabilität des wandständigen Protoplasmas vorausgeht. Wie man sich durch Behandlung der Zellen mit einem wasserentziehenden Mittel überzeugen kann, bleibt vielmehr das Protoplasma auch dann noch plasmolysierbar, wenn der Zellsaftraum sich sehr stark verkleinert und sein Anthozyanfarbenton sich wesentlich vertieft hat. Das Bild, das die Zellen nach solchen Veränderungen aufweisen, ist dem mancher Plasmoschisen nicht unähnlich, und beide Erscheinungen stimmen vielleicht auch hinsichtlich der Mechanik des Vorganges miteinander überein. Über diese ist freilich auch für die Vakuolenkontraktion so gut wie nichts bekannt; ja selbst über die Mittel, durch die wir sie im Experi-

ment willkürlich hervorrufen können, besteht noch nicht befriedigende Klarheit.

FITTING (1920, 25, 157) hat Vakuolenkontraktion für die roten Epidermen von *Rhoco discolor* beschrieben. Behandelt man solche mit schwach hypotonischen Konzentrationen von Glycerin, so kontrahieren sich die Vakuolen, während das Protoplasma an der Wand liegen bleibt; wählt man etwas höhere, hypertonsche Konzentrationen, so kontrahiert sich der ganze Zelleninhalt, die Vakuolen aber stärker als das Protoplasma. Wässerung der Präparate wirkt auf die Vakuolenkontraktion begünstigend. Nach FITTING (1920, 158) gleicht sich die Vakuolenkontraktion allmählich wieder aus, allerdings langsamer als die Plasmolyse. — Auch bei anderen Objekten, bei *Begonia rex*, *Basella* und *Ledenbergia*, erzielte FITTING Vakuolenkontraktionen.

KEMMER (1928) arbeitete ebenfalls mit *Rhoco* und fand, daß nach Erwärmung der Präparate auf 60° Vakuolenkontraktion eintritt.

Mit großer Sicherheit und ohne Schädigung der Zellen läßt sich Vakuolenkontraktion durch Verwundung hervorrufen. Sehr bewährt haben sich auch für die Untersuchung dieser Erscheinungen die Epidermen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. Bringt man den Zwiebeln kleine Stich- und Schnittwunden bei, so tritt im Verlaufe einiger Stunden an mehr oder weniger zahlreichen Zellen der durch das Trauma geschädigten Epidermisanteile Vakuolenkontraktion ein. Bedient man sich anthozyanhaltiger Epidermen, oder färbt man die Zellen künstlich mit Neutralrot, so wird das Auffinden der kontrahierten Zellsaftblasen sehr erleichtert. Die Volumenabnahme kann außerordentlich weit gehen; der mit Neutralrot gefärbte Zellsaft wird schwarzrot und füllt nur noch einen kleinen Anteil des Zellenlumens (KÜSTER 1926, 1929), vgl. Fig. 8a.

Dafür, daß auch bei *Rhoco*-Epidermen die Vakuolenkontraktion eine Wirkung der Verwundung sein kann, spricht FITTINGS Angabe, nach welcher jene vorzugsweise an den oberen und unteren Schnittträgern der Präparate eintritt.

Mit Sicherheit läßt sich Vakuolenkontraktion nach WEBER (1929c) in *Helodea*-Blattzellen durch Vitalfärbung des Zellsaftes mit Neutralrot hervorrufen. Dieser Fall ist deshalb von Interesse, weil trotz der kräftigen Vakuolenkontraktion die Plasmaströmung in den Zellen (allerdings meist in abnormen Bahnen)

weiter vor sich geht, so daß der vitale, wenn auch pathologische Charakter der Vakuolenkontraktion deutlich zutage tritt. —

Auffallend ist die Lage, die die kontrahierte Zellsaftblase im Lumen der Zellen einnimmt: der Plasmameniskus hat zumeist von der oberen und unteren Schmalseite der Zelle ungleich großen Abstand und zwar derart, daß an der wundseitigen Querwand die Vakuole ihre Lage beibehält, und die Verkürzung des Zellsaftmeniskus nur ein Abrücken an dem entgegengesetzten Ende der Zelle bewirkt. Ich bringe diesen Unterschied im Verhalten der beiden Zellenden mit den namentlich von BÜNNING (1926a, 1926b) studierten Koagulationserscheinungen des wundseitig gelagerten Protoplasmas in Zusammenhang, durch welche auch bei Vorgängen anderer Art (vgl. unten S. 95 und Fig. 28) das Plasma festgehalten und vor Deformationen bewahrt wird.

Wollte man die Kontraktion der Vakuole auf Osmometervorgänge zurückführen, so müßte man annehmen, daß im Protoplasma ein relativ hoher osmotischer Druck zustande gekommen wäre: „Wenn in das Plasma mehr Glyzerin einfließt — sagt FITTING (1920, 158) mit Bezug auf seine Versuche mit Glyzerinlösungen (s. o. S. 32) — als durch die innere Plasmahaut in die Vakuole abfließen kann, so muß der osmotische Druck des Plasmas gegenüber dem Zellsafte zunehmen, sein Volumen sich also auf Kosten des Zellsaftraumes vergrößern“. Ein osmotisches Gefälle der gleichen Art könnte man sich noch auf anderem Wege zustande kommen denken — etwa durch Produktion osmotisch wirksamer Substanz im Protoplasma selbst. Die sehr starke Kontraktion, die zuweilen auch bei Anwendung von Leitungswasser die Vakuolen erfahren, wird sich nur schwer mit jenen Annahmen in Einklang bringen lassen. Offenbar sind die mechanischen Einwirkungen, die bei Verwundung und Präparation auf die Zellen ausgeübt werden, keineswegs bedeutungslos für das Zustandekommen der Vakuolenkontraktionen. Voraussichtlich werden die Erscheinungen der Vakuolenkontraktion erst zu klären sein, wenn in die Fragen der „anormalen Osmosen“ Licht gebracht worden sein wird. Insbesondere scheint die Frage prüfenswert, inwieweit die Vakuolenkontraktionen den oben (S. 25) besprochenen systolischen Veränderungen ganzer Protoplasten hinsichtlich ihrer Mechanik vergleichbar sind. —

Mit einer neuen Kategorie von Objekten, die sich auszeichnet zum Studium der Vakuolenkontraktion eignen, haben GICKLHORN



& WEBER 1927 bekanntgemacht. Die anthozyanhaltigen Zellen der Blumenkrone vieler Arten zeigen spontan eintretende Vakuolenkontraktion, die bei manchen Boraginazeen durch das Verhalten des Zellsaftes auffällt. Nach den genannten beiden Autoren, die vornehmlich die Blumenkronen von *Echium italicum* untersuchten, kontrahiert sich der Zellsaftraum zu auffallenden stern-

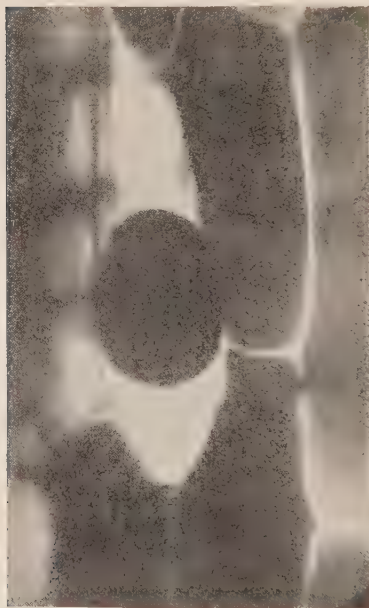


Fig. 8. Vakuolenkontraktion und Kappenplasmolyse. a Vakuolenkontraktion bei *Allium cepa* nach Trauma in der Nähe der Wundstelle. Nach KÜSTER.

ähnlichen Formen, die ein verkleinertes Abbild der ganzen Zelle darstellen und diese Übereinstimmung lange Zeit bewahren; Abrundung tritt nicht ein; vielmehr ist der Zellsaft zu einer Gallert erstarrt, zu einer „Inkluse“ geworden und behält seine Form auch nach der Zerstörung der Zellwand und nach Bloßlegung noch sehr lange (Fig. 8b). Plasmolysiert man eine solche Zelle, deren Vakuole sich bereits kontrahiert hat, so legt sich der Plasmanschlauch dem zackigen Zellsaftkörper wieder an.

Ähnliche Beobachtungen habe ich in den letzten Jahren an den Korollenzellen von *Pulmonaria officinalis* sammeln können: in alkalisch-blauen wie sauer-roten Zellen kontrahiert sich der Zellsaftraum mehr oder weniger stark — in den Zellen alternder Blüten

so kräftig, daß nur noch ein kleiner, schmaler, zackiger, dunkelblauer Körper im Lumen zu entdecken ist; in anderen Fällen entspricht das Bild, das der Zelleninhalt gewährt, weniger einer Vakuolenkontraktion als einer Plasmoschise von der in Fig. 7 gezeigten Art; in noch anderen Zellen beobachten wir „anomale Plasmolyse“, bei welcher Zellsaftraum und Plasmabelag sich gleichermaßen kontrahiert haben, ohne sich voneinander zu trennen. Bilder der letzten Art entsprechen denjenigen, die

ich oben für die protoplasmareichen Zellen des Perigons von *Scilla* erwähnt habe. Gerade die Zellen farbiger Blütenhüllen machen die Beziehungen erkennbar, die zwischen den verschiedenen Graden und Arten der Plasma- und Vakuolenkontraktion bestehen.

Bei *Pulmonaria* ist auch der gallertähnliche Zustand des „Zellsaftes“ deutlich zu erkennen: verletzte blaue Zellen lassen ihn nicht ausfließen, sondern als geformte oder wolkig-zerfetzte Masse austreten.



Fig. 8b Vakuolenkontraktion und Erstarrung der Zellsaftblase bei *Echinium*. Nach GICKLHORN & WEBER.



Fig. 8c Kappenplasmolyse bei *Allium cepa*. Nach HÖFLER.

Kappenplasmolyse. — Dieselbe Unklarheit wie gegenüber den Vakuolenkontraktionen herrscht in der Frage der sog. Kappenplasmolyse.

Läßt man Präparate wie die der *Allium*-Epidermen einige Stunden oder einen Tag in hypertonischen Lösungen von KCl oder  $\text{KNO}_3$  liegen, so nimmt man an den kontrahierten Protoplasten auffallende Formveränderungen wahr: ihr Protoplasma ist stark gequollen, auch der in ihm liegende Zellkern ist zu einer großen glashellen Blase geworden, und die Vakuole wird

von kugelig konvexen Endflächen umgrenzt. HÖFLER (1928) spricht diesen Erscheinungen gegenüber von Kappenplasmolyse. Er hat festgestellt, daß die Alkalisalze die erwähnte starke Plasmaquellung hervorrufen, und daß Lithiumchlorid besonders wirksam ist (vgl. Fig. 8c).

Die Quellungsdeformation des Protoplasmas ist rückwandelungsfähig; überträgt man die in KCl-Lösungen entstandenen Kappenplasmolysen in isotonische  $\text{CaCl}_2$ -Lösungen, so geht die Kappenbildung im Verlaufe von 1 oder 2 Tagen wieder zurück.

Unvollkommene Plasmolyse und Plasmaschrumpfung. — Die plasmolytische Deformation der Pflanzenzelle als Folge der vom Osmometer her bekannten Vorgänge der Wasserabgabe setzt einen Gehalt der Zelle an Zellsaft voraus.

Behandelt man Zellen, deren Lumen durchaus von Protoplasma erfüllt ist oder nur bescheidene Mengen von Zellsaft birgt, mit hinreichend starken Lösungen, so treten Formveränderungen auf, die sich von typischen Plasmolysen oftmals wesentlich unterscheiden.

Wiederholt untersucht und auf ihr abweichendes Verhalten geprüft worden sind die Zyanophyzeen. Die Mitteilungen der Autoren über die Plasmolysierbarkeit lauten verschieden. BORZI (1886, 28) konnte keine Plasmolyse an ihnen erkennen, während A. FISCHER (1891, 42; 1897, 25), BRAND (1903, 303), PRÁT (1921) und G. SCHMID (1923, 388) erfolgreicher waren und unzweifelhafte Plasmolysen erzielten. Die Abhängigkeit der Plasmolysierbarkeit der Zellen von der Entwicklung eines Zellsaftraumes läßt sich an den Rivularien durch Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln deutlich vorführen: die plasmareichen Zellen am Fußende des Fadens zeigen keine Plasmolyse, während in den langgestreckten, schmalen, zellsaftreichen Zellen des peitschenschnurähnlichen Endes eine deutliche Trennung des Zellinhaltes von der Membran eintritt.

Kann sich das Protoplasma von der Membran nicht trennen, so tritt bei starkem Wasserentzug Kollaps der ganzen Zelle ein. — Verkürzung, Kräuselung, Knitterung und Knickung einzelner Zellen wie vielzelliger Fäden. KLEBAHN (1922, 547) hat gezeigt, daß die Zellen der Gloiotrichien dort zusammenfallen, wo keine Gasvakuolen in ihnen liegen (Fig. 9). Deformationen der Oscillatorien hat G. SCHMID beschrieben (1921, 1923).

Für *Beggiatoa*-Fäden haben neuerdings RUHLAND & HOFFMANN (1924, 1925, 9) charakteristische Knickungen beschrieben. Auch die Thiophysen fand HINZE (1903, 1913) nicht plasmolysierbar, obwohl ihre Zellen einen ansehnlich großen Zellsaft-raum haben. Daß sich unter den kleinzelligen Haplobakterien nicht-plasmolysierbare Formen finden, ist seit A. FISCHER (1899) bekannt; ob ihr Verhalten auf den Mangel an Zellsaft-raum, auf besonders hohe Permeabilität des Protoplasmas für das angewandte Plasmolytikum oder auf andere Faktoren zurückzuführen ist, läßt sich noch nicht entscheiden. Man hat versucht, das Verhalten der Bakterien mit ihren grampositiven oder gramnegativen Eigenschaften in Beziehung zu setzen. Nach BRUDNY (1908) sind grampositive Bakterien im allgemeinen nicht plasmolysierbar.

An Strahlenpilzen läßt sich nach LIESKE (1921, 60; 1922, 75; dort weitere Literaturangaben) keine Plasmolyse erzielen; Inhalt und Membran schrumpfen in NaCl- und Glukoselösungen zusammen, ohne sich voneinander zu trennen.

Zellen, die durch das Fehlen eines Zellsaft-raumes, überdies durch die Quellbarkeit ihrer Wand unplasmolysierbar werden, scheinen weiterhin die der Bangiazeeen zu sein. WALTER (1923) hat geschildert, wie unter dem Einfluß einer Rohrzuckerlösung das Protoplasma der *Bangia* sein Volumen

Fig. 9. Osmotischer Kollaps der Zellen von *Gloietrichia echinulata*; in Zuckerlösung sind die Zellen zu band-ähnlichen Formen zusammengesunken; nur an den mit Gasvakuolen ausgestatteten Strecken haben sie ihre normale Form behalten. Nach KLEBAHN.



durch Entquellung vermindert. Wenn es trotz dieser Volumenabnahme nicht zur Plasmolyse d. h. zu einer Trennung des Protoplasmas von der Membran kommt, so geschieht es — nach WALTER — deswegen, weil die Membran beim Nachlassen des Turgordruckes an Volumen gewinnt und so mit dem schrumpfenden Protoplasma in Berührung bleibt (vgl. auch KOTTE 1914).

Plasmareiche, nicht plasmolysierbare Formen haben FRITSCH & HAINES (1923) unter den atmophytischen Grünalgen gefunden.

BRAND (1908a, 541) stellte fest, daß das von ihm als Rotalge angesprochene *Porphyridium* keiner Plasmolyse fähig ist.

Plasmareiche Pollenschläuche scheinen sich als Material zu weiteren Prüfungen auf Plasmolysierbarkeit und Plasmaentquellung zu empfehlen: einige Beiträge zu der Frage haben LLOYD (1918), BRINK (1924, 287) u. a. bereits gegeben.

Verhalten geschrumpfter Zellen bei Quellung. — Namentlich für die Zellen der Moosblätter sind die Vorgänge, die sich bei ihrem Eintrocknen abspielen, und die Wirkung, die weitgehender Wasserverlust auf ihre Vitalität hat, wiederholt untersucht worden (vgl. z. B. G. SCHRÖDER 1886, 14ff., STEINBRINCK 1906, HOLLE 1915). Beim Eintrocknen der Zelle folgt die Membran dem schwindenden Zellinhalt — gleichviel, ob tote oder lebendige Zellen vorliegen. Bei den Moosen kommt es dabei nur zu geringen Kohäsionsspannungen. HOLLE hat nun gezeigt, daß die Zellen trockener Moose in Lösungen, die auf den Inhalt normaler turgeszenter Zellen als kräftige Plasmolytica wirken würden, ihren Inhalt schwellen lassen, die Membran nimmt ihre ursprüngliche Form wieder an und hebt sich dabei vom Zellinhalt ab, da dessen Quellung nicht ausreicht, um das Lumen der Zelle völlig zu erfüllen. Hierbei kommen Bilder zustande, die vielfach an Plasmolyse erinnern. Die Verbindung der Zellinhalte mit den Außenwänden und Seitenwänden ist verschieden: Ähnlichkeit mit der Bandplasmolyse (s. o. S. 21) kommt zustande, wenn der Protoplast mit den Seitenwänden verbunden, die obere und untere Außenwand aber von ihm getrennt bleibt (*Catharina* in n-NaCl; vgl. HOLLE 1915, 110, Fig. 6b).

## 2. Willkürliche Modellierung der Protoplastenform

In allen bisher besprochenen Fällen wird die Formung der Protoplasten durch die in der Zelle wirksamen Oberflächenkräfte bestimmt, und auf die Wirkungen der letzteren werden wir auch in späteren Kapiteln noch wiederholt zurückzukommen haben.

Gelingt es auch, unabhängig von diesen oder sogar im Widerspruch zu ihnen den Protoplasten zu modellieren und ihm eine vom Experimentator gewollte Form aufzuzwingen?

Wie man eine Flüssigkeit in jede beliebige Hohlform gießen kann, so gelingt es auch, nackte oder künstlich entblößte Plasmamassen in derselben Weise zu formen. Das Protoplasma material von Schleimpilzplasmodien kann man in Kapillaren auffangen;



Protoplasma aus halbreifen Sporangien von *Phycomyces* kann man in derselben Weise formen oder auf Objektträgern zu dünnen Schichten ausbreiten und auch in so veränderter Gestalt noch zur Sporenbildung kommen lassen (GÖTZE 1918).

Die Protoplasten umhäteter Zellen willkürlich zu deformieren gelingt erst, wenn man ihre Abhängigkeit von der Membran beseitigt hat wie nach der Plasmolyse — oder wenn man Membran und Protoplasma zu gleicher Zeit formt. LOREY (1929) hat gezeigt, daß man mit einfachen mechanischen Hilfsmitteln plasmolytisch kontrahierte Protoplasten vorübergehend beliebig formen kann, indem man das Lumen der Zelle deformiert; mit mikrochirurgischen Nadeln hat SEIFRIZ (1928) ebensolche Protoplasten eingedellt, wie einen Gummiball, indem er eine zähe Oberflächenschicht des Plasmaballens seinem Versuche dienstbar machte, und dieselben Zellen vermochte er zu retortenähnlichen Gebilden und langen Fäden auszuziehen (vgl. Fig. 10).

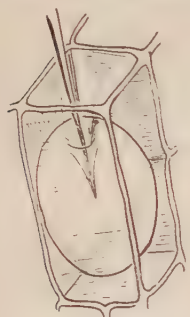


Fig. 10. Willkürliche Deformation plasmolysierter Zellen von *Allium cepa*. a Eindellung der Zelle beim Anstich mit einer Glasnadel;

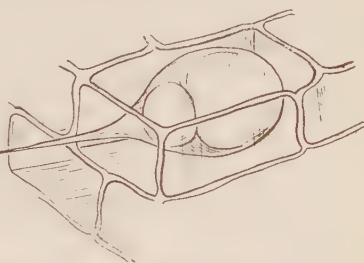


Fig. 10 b Ausziehen des Protoplasten zu retortenähnlicher Form. Nach SEIFRIZ.

Es wäre von großem Werte, planmäßig gewählte Deformationen, flache und tiefe Konkavitäten geeigneten Zellen für längere Beobachtungszeit aufzwingen und hiernach prüfen zu können, ob und in welcher Weise die äußere Form der Zellen auf Verteilung und lokale Häufung des Protoplasmas und seiner Einschlüsse zu wirken vermag (vgl. z. B. KÜSTER 1907). Daß Krümmungen der Zelle das Protoplasma auf die Konkavseite drängen, hat MITSCHKA (1898) für Pollenschläuche dargetan. Vielleicht sind hierbei dieselben Oberflächenspannungswirkungen im Spiele wie bei der Plasmolyse gekrümmter Zellen: die Plasmolyse-

form jugendlicher Klammerhaare von *Symphytum*-Blättern wird dadurch gekennzeichnet, daß in  $\frac{n}{2}$ -Lösungen der Protoplast sich zunächst an der konvexen Seite der am stärksten gekrümmten Strecken des Trichoms ablöst. Dieselbe Erscheinung hat REINHARDT (1899, Fig. 3) bereits an den gekrümmten Stielen junger Oogonien von *Saprolegnia* beobachtet, und allgemein bekannt ist sie den mikroskopierenden Physiologen von den Schließzellen her, deren Protoplast sich von der konvexen Seite leichter und glatter ablöst als von der konkaven oder an diese dauernd gebunden bleibt; nach WEBER (1925c — vgl. auch oben S. 17, Fig. 3) ist die feste Bindung des Protoplasten an die konkave Spaltenseite bei offenem und geschlossenem Spalt erkennbar.

### 3. Zerteilung der Protoplasten

Die Zerteilung der Protoplasten, d. h. ihre Zerlegung in selbständige, unverbundene Teilstücke, ist als pathologischer Prozeß zu werten, schon deswegen, weil bei dem normalen Ablauf der Zyto- und Histogenese das Plasmakapital vegetativer Zellen und sogar das der Gewebe und Organe stets eine ungeteilte Masse bleibt; so weitgehend diese auch durch Trennungswände gefächert werden mag, so sorgen doch die Plasmodesmen dafür, daß die Kontinuität des plasmatischen Soma erhalten bleibt.

Unter anomalen Lebensbedingungen läßt sich bei Zellen aller Art jederzeit eine Zerteilung der Protoplasten herbeiführen und noch dazu in höchst mannigfaltiger Weise.

Teilung durch plasmolytische Kontraktion. — Wir sprachen bereits oben eingehend von dem Zerreißen der Protoplasamasse, die durch Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln sich nicht bloß erreichen, sondern vielmehr — soweit wir wissen — bei einer solchen sich niemals völlig vermeiden läßt: Die Hauptmasse des Protoplasmas ballt sich im Inneren der Zelle, kleine Anteile von ihm bleiben aber in Form feinsten Tröpfchen oder eines zarten Netzbelages an der Zellwand haften. An vielen Objekten (*Allium cepa* u. a.) sieht man bei der Plasmolyse den sich zusammenziehenden Zellenleib unter Umständen hunderte von deutlich wahrnehmbaren Protoplasmaspritzern an der Wand zurücklassen, und neben und zwischen diesen dürfen wir gewiß noch eine große Zahl von schwer identifizierbaren und

völlig unsichtbaren Plasmaresten vermuten. Die an der Wand haftenbleibenden Plasmatropfen kommen in allen Größenordnungen vor — von den kleinsten, gerade noch sichtbaren bis zu ansehnlich großen, die einen beträchtlichen Bruchteil des gesamten Plasmaleibes ausmachen.

Die kleinen und kleinsten sind kurzlebige Gebilde (KÜSTER 1924): bei ihnen ist das Verhältnis zwischen Volumen und Oberfläche, die von einem zellenfremden Stoff umspült wird, und deren Permeabilitätsverhältnisse, wie wir mit Bestimmtheit annehmen dürfen, unter dem Einfluß des letzteren abnorm werden, dem Leben des Protoplasmafragmentes offenbar ungünstig geworden. Sie sterben ebenso wie die HECHTSchen Fäden frühzeitig ab, so daß alsdann das Lumen einer plasmolysierten Zelle totes und lebendiges Plasma enthält, bis ersteres durch Lösung verschwindet.

Große Teilstücke zerlegter Protoplasten sind kaum weniger lebensfähig, als die durch Plasmolyse gewonnenen unzerlegten Hauptmassen des Zellenleibes. Sie entstehen dann, wenn diese Hauptmasse sich einschnürt und in zwei, drei oder noch mehr Tropfenanteile zerfällt. Solche Fragmentation wird erreicht, wenn die Protoplasamasse an der Wand stellenweise besonders festhaftet und anderwärts sich bei fortschreitender Wirkung des Plasmolytikum sich immer stärker kontrahiert, zu Sanduhrform einschnürt und schließlich zerfällt, oder wenn sich das Protoplasma allseits von seiner Wand getrennt und überall gleichmäßig zurückweichend sich zu einem schlanken Meniskus kontrahiert hat und hiernach durch kapillare Kräfte zu tropfigem Zerfall gebracht wird. Vor allem an langgestreckten Zellen ruft diese Wirkung die allbekannten charakteristischen Erscheinungen hervor, die bereits den ersten mit Plasmolyseversuchen beschäftigten Autoren aufgefallen sind (vgl. PRINGSHEIM, 1854, Taf. 2, Fig. 21 bis 23; NÄGELI, 1855, Taf. 2, Fig. 2, Taf. 3, Fig. 10; HOFMEISTER, 1867, S. 52, Fig. 11 u. a. m.).

Die plasmolytische Zerlegung der Protoplasten ist an großen Algen- und Pilzzellen wie an langgestreckten Bakterienformen (RAICHEL 1928) in gleicher Weise durchführbar. —

Namentlich BERTHOLD (1886, 87) hat die Botaniker auf die physikalischen Gesetze aufmerksam gemacht, welche hierbei bis in alle Einzelheiten die Deformation und Zerteilung des Plasmameniskus bestimmen. Wie jeder Flüssigkeitsfaden kann auch

der plasmatische seine Zylinderform auf die Dauer nur beibehalten, wenn seine Länge den Umfang des Zylinders ( $2\pi r$ ) nicht überschreitet; steigt die Länge über diesen Wert, so zwingt die Oberflächenspannung dem bis dahin zylindrischen Körper Einschnürungen auf und zerlegt ihn schließlich in so viel Kugeln, als die Länge des Zylinders das Vielfache von  $2\pi r$  betrug (PLATEAU). Wenn in Pflanzenzellen der Plasmazylinder diesen Gesetzen sich oftmals nicht unterwirft (Plasmolyse bei *Vaucheria* u. a.), so ist es die hohe Zähigkeit des Protoplasmas oder eine auf seiner Oberfläche entstandene Haut (s. u. S. 42), welche die Stabilität der Zylinderform bewirkt.

Feste oder zähe Inhaltskörper der Zelle (Karotinkristalle von *Daucus carota*, Chloroplasten von *Spirogyra*) können unter Umständen den Zerfall der kontrahierten Protoplasten in mehrere tropfenähnliche Teilstücke verhindern.

Die Zähigkeit des Protoplasmas macht es weiterhin verständlich, daß viel häufiger als ein glatter Zerfall in zwei an den freien Oberflächen sich kugelig rundende Anteile die Ausgestaltung eines derben oder zarten Plasmafadens ist, der die sich trennenden und kapillar abrundenden und kontrahierenden Anteile noch für kürzere oder längere Zeit miteinander verbindet. Solche Fäden stimmen in allen wesentlichen Punkten mit denjenigen überein, welche einen sich kontrahierenden Protoplasten mit der Membran oder mit membranständigen Plasmaresten verbinden. Sie reißen beim Fortgang der Umformung des Plasmaleibes entweder durch oder schwellen ihrerseits in der Mitte an und bilden sekundäre Tröpfchen zwischen den großen Anteilen, wenn Reibungswiderstände die Flüssigkeit nicht schnell genug aus den fadenförmigen Verbindungsstücken zu den beiden tropfenrunden Hauptanteilen des Protoplasten abfließen lassen. Zwischen den sekundären können auf dieselbe Weise noch tertiäre Tröpfchen entstehen (BERTHOLD 1886, 88 — nach PLATEAU). Was für gliederreiche perlschnurartige Plasmaketten durch tropfigen Zerfall des Zelleninhalts zustande kommen können, zeigt z. B. das Verhalten von Brennhaaren, *Marchantia*-Rhizoiden u. a. m. (vgl. Fig. 13).

Der durch Plasmolyse bewirkten Teilung ist die beim langsamen Austrocknen lebender Zellen oftmals eintretende Zerreißung des Plasmaleibes nicht unähnlich. ILJIN (1927) hat ihr seine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Er sieht in ihr einen dem Leben der Zelle besonders gefährlichen Vorgang und sucht

die Lebensgefahren weniger in dem Wasserverlust, als in der Deformation und in dem Zerreißen des Plasmaleibes, da gleichstarker Wasserverlust auch durch weit getriebene, aber langsam gesteigerte Plasmolyse erreicht werden und das Leben der Zelle gleichwohl geschont werden kann. Wir haben aber oben gehört, daß gerade bei der plasmolytischen Kontraktion des Zellinhalts ein Zerreißen des Plasmas und eine Trennung des der Membran adhärierenden Anteils von der Hauptmasse des Plasmas kaum zu vermeiden ist, und daß — zumal bei langgestreckten Zellen — der Inhalt durch tropfigen Zerfall in viele Stücke sich zerlegen kann, ohne daß seinem Leben diese Kontinuitätsstörungen unmittelbar Gefahr brächten. Die von LJUN aufgeworfene Frage nach der Bedeutung der Plasmarruptur für das Leben der Zelle ist noch nicht als geklärt zu bezeichnen.

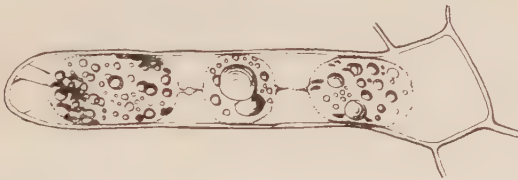


Fig. 11. Plasmolytische Kontraktion und Zerlegung des Protoplasten (Wurzelhaare von *Trianea*) in 3%  $\text{KNO}_3$ -Lösung. In den Teilstücken des Protoplasten ist Gerbstoff ausgefallen. Nach PFEFFER (1890) aus LUNDEGÄRDH (1922).

Mikrochirurgische Teilung. — Eine gröbere Methode, einen Protoplasten in Stücke zu zerlegen, ist die primitive mechanische, die mit Schere und Messer das Zellenganze angreift und zerkleinert. Solche Eingriffe gelingen freilich nur bei großen Zellen besonderer Art ohne weiteres, bei kleinen nur ausnahmsweise und unter besonderen Bedingungen.

Namentlich an Siphoneen (*Vaucheria*, *Valonia*) und anderen großzelligen Algen (*Nitella*) sind solche Versuche oftmals erfolgreich durchgeführt worden. Zerschneidet man einen *Vaucheria*-Faden, so zertrümmert man seinen lebendigen Inhalt zu zahllosen Tropfen aller Größenordnungen, deren kleinste nach HABERLANDT (1887, 90) 6 bis 20  $\mu$  groß sind, und deren größte mit ihrem Durchmesser den des *Vaucheria*-Fadens (40 bis 90  $\mu$ ) noch übertreffen. Die kleinen wie die großen sind lebensfähig, wenn man sie mit HABERLANDT in 5- bis 10proz. Rohrzucker-



lösung auffängt und auf diese Weise vor allzustarker Wasseraufnahme bewahrt. Voraussetzung für die Existenz der lebendigen Protoplastatropfen ist ferner, daß der Zufall auch Zellkerne in sie hat geraten lassen.

Ähnliche Beobachtungen lassen sich an anderen Siphoneen sammeln, vgl. z. B. SCHMITZ (1879), HANSTEIN (1872, 1880), PROWAZEK (1901) u. a. LEPESCHKIN (1926b, 15) spricht von der feinen Emulsion, als welche sich lebendiges *Bryopsis*-Protoplasma in Seewasser verteilen läßt, und findet den Durchmesser der tropfenähnlichen Teilchen 5 bis 15  $\mu$  groß; gerade bei *Bryopsis*, deren Protoplasma sich in Meerwasser besser konserviert als *Vaucheria*-Plasma in Süßwasser oder in Zuckerlösungen, kann man ohne Schwierigkeiten noch unter die von LEPESCHKIN genannte Volumengrenze herabgehen.

So derbe Objekte wie die Fruchthyphen der Mukorazeen und so zarte wie die *Marchantia*-Rhizoiden kann man in Stücke schneiden und jedes von diesen samt seinem lebendigbleibenden Inhalte in Kultur nehmen und lange Zeit beobachten (vgl. z. B. PALLA 1906, GÖTZE 1918).

Große Zellen durch Knickung oder durch Ligaturen in getrennte Stücke zu zerlegen, ist wohl der erste „mikrochirurgische“ Versuch, der an Pflanzenzellen zum Zwecke zellphysiologischer Beobachtungen ausgeführt worden ist. HOFMEISTER (1867, 50) verweist auf die bis 1818 zurückreichende Literatur, in der die Möglichkeit diskutiert wird, Internodialzellen von *Chara* in Teilstücke zu zerlegen, ohne ihr Leben zu gefährden: DUTROCHET (1838) zerlegte die Zellen durch Ligaturen in drei, vier oder mehr Abschnitte und sah in jedem von ihnen einen normalen geschlossenen „Kreislauf“ des Protoplasmas sich entwickeln. Die feste Zellhaut, die im allgemeinen bei mikro-operativen Eingriffen in die lebende Pflanzenzelle als Hindernis betrachtet wird, erleichtert bei den Ligaturversuchen die künstliche Durchschnürung der Protoplasten, indem sie jede Berührung des Plasmaleibes mit Fremdkörpern und fremden flüssigen Medien fernhält.

Als letzter hat unlängst noch LINDBAUER das Experiment der Zerteilung an *Chara* durchgeführt und die Neubildung von Membran an der Ligatur, die Bildung toter Plasmapröpfe, den Einfluß der an der Ligatur offenbleibenden spaltenförmigen Räume auf die Entwicklung von Plasmaströmen eingehend geschildert (1929, 581, 584, 585).

Nach LAUTERBACH's Versuchen (1921) wirkte bei *Chara fragilis* Kompression der Zellen um 37 %, bei *Chara stelligera* eine solche um 27 % tödlich, während LINSBAUERS allmählich fortschreitende Kompression an sich niemals tödlich wirkte; plötzliche Deformation freilich kann die Zelle gefährden.

Auch bei großen Zellen anderer Art kann man durch Ligaturen Zellenfragmente von beliebig gewähltem Umfange isolieren und in ihrer natürlichen Umhüllung dem Experimente zugänglich machen. Kräftige Sporangienträger von *Phycomyces* und ähnliche lassen sich durch Fadenschlingen „strangulieren“ und zerstückeln (GÖTZE 1918, 353, 367; vgl. auch BURGEFF 1915, 301); doch läßt sich bei Objekten, die ihre Wunden so leicht verheilen wie die genannten, auch mit Scherenschnitten ungefähr dasselbe erreichen. Über die Zerteilung des Inhalts der Sporangienträger von *Pilobolus* hat WEIS (1926b) Mitteilungen gemacht.

Auch im Reiche der höheren Pflanzen werden sich gewiß viele Arten finden, deren Zellen wie nach Plasmolyse, so auch nach mechanischen, chirurgischen Eingriffen sich in lebensfähige Stücke zerlegen lassen. Vorläufig liegen noch wenig Erfahrungen über den Ausgang solcher Experimente vor.

Am nächsten kommen langgestreckte zylindrische Zellen mit ihrer Widerstandsfähigkeit den erwähnten kryptogamischen Objekten. Haare, wie die langzelligen Drüsenhaare von *Geranium* liefern Material, das leicht zu handhaben ist.

Je kleiner die Pflanzenzelle, um so störender wird im allgemeinen die Membran wirken, und um so notwendiger wird die Anwendung besonderer Instrumente werden, welche diesen Schwierigkeiten Rechnung tragen, und wie sie in neuester Zeit als Mikromanipulatoren den Weg auch in das pflanzenphysiologische Laboratorium gefunden haben. Daß man mit Glasnadeln mikrochirurgisch einen umhüteten Protoplasten ohne besondere Schwierigkeiten innerhalb seiner intakten Membran in Stücke zerlegen kann, hat neuerdings LOREY (1929) gezeigt, der Epidermiszellen (Zwiebelschuppen von *Allium cepa*) zunächst plasmolysierte und die kontrahierten Protoplasten mit seinen Instrumenten angriff.

Teilung auf elektrischem Wege. — Auch den Inhalt intakter, ringsum normal behüteter Zellen kann man in Teilstücke zerlegen. Unter dem Einfluß von Induktionsströmen sah KLEMM (1895, 649ff.) das Protoplasma von *Momordica*- oder *Tradescantia*-Haarzellen in kugelige Ballen zerfallen. Daß es sich

bei solchen (vgl. Fig. 12) nicht nur um Vakuolenhüllen, sondern um plasmatische Gebilde handelt, beweisen z. B. die an ihnen wahrgenommenen Strömungserscheinungen. Neben den Ballen lebendigen Plasmas liegen tote Massen.

Verhalten ungleichartig ausgestatteter Teilstücke.

— Die Zerlegung eines Protoplasten in mehrere Teilstücke ist ein Vorgang, der von der Qualität der einzelnen Abschnitte eines Zellenleibes und von der Verteilung seiner Inhaltskörper im allgemeinen nicht beeinflußt wird, so daß Zellenkerne, Chromatophoren und tote Inhaltsbestandteile der Zelle sich bei der Zerteilung dem Zufall gehorchend ganz ungleichmäßig auf die Stücke verteilen können.

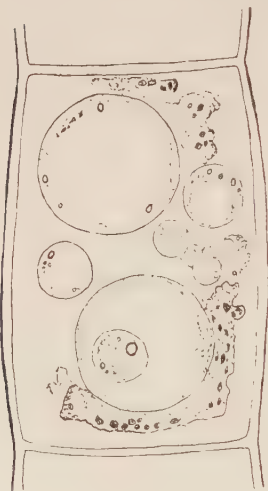


Fig. 12. Teilung des Protoplasten durch Induktionsströme (Haarzellen von *Momordica*); neben toten Anteilen liegen kugelige lebendige Plasmaballen. Nach

KLEMM.

Auf diese Weise gelingt es, mit relativ schonend wirkenden Mitteln wie der plasmolysierenden Behandlung kernhaltige und kernlose, plastidenreiche, plastidenarme und plastidenfreie Stücke usw. aus einem Zellenleibe zu gewinnen, d. h. selbständige isolierte Protoplasten, deren Ausstattung mit lebendigen Anteilen und totem Material sich in der verschiedensten Weise grundsätzlich von der eines intakten normalen, vollständigen Zellenleibes unterscheiden kann.

Genau untersucht worden sind namentlich die an kernlosen und kernhaltigen Protoplasten verwirklichten Unterschiede, auf deren Bedeutung für Physiologie und Pathologie KLEBS (1887, 1888) zuerst mit Nachdruck hingewiesen hat.

Besonders auffallend sind die hierbei ermittelten Beziehungen des Zellkernes zur Membranbildung. KLEBS zeigte, daß an Algen (*Spirogyra*, *Zygnema*) die kernhaltige Plasmamasse sich alsbald mit einer neuen Zelluloselamelle umgibt, während die kernlose nackt bleibt; entsprechende Beobachtungen hatte schon vorher SCHMITZ (1879) an Siphoneen-Plasmatrümmern gesammelt.

TOWNSEND machte auf die Bedeutung der Plasmafäden aufmerksam, welche — wie wir hörten — die Tropfentrümmer eines Plasmameniskus miteinander, so auch den kernhaltigen Teil mit dem kernlosen verbinden können. Durch die lebendigen Plasmafäden kann die Befähigung und Anregung zur Membranbildung von dem kernhaltigen Teil auf den kernlosen übertragen werden, so daß dank dieser Fernwirkung auch an letzteren Membranbildung beobachtet werden kann.

Keinesfalls hat aber der hier geschilderte Unterschied im Verhalten kernloser und kernhaltiger Protoplasten die Gültigkeit eines Gesetzes zu beanspruchen. PALLA (1890, 1906) hat mit einer großen Anzahl verschiedenartiger Objekte bekanntgemacht — Rhizoiden, Wurzelhaare, Brennhaare, Pollenschläuche — in welchen auch nach dem Absterben des Zellkernes oder nach seiner operativen Beseitigung Membranbildung an kernlosen Stücken sich vollzieht (Fig. 13). Ähnliche Erfolge hatte ACQUA (1891a, 1910). STRUMPF (1898; vgl. auch GRÜTTNER 1897) erörterte die noch nicht näher geprüfte Möglichkeit, daß jugendliche Protoplasten auch ohne Mitwirkung des Zellkernes sich umhüllen können, alterndes Plasma diese Fähigkeit nicht mehr besitze.

Kernlose Protoplasten können wochenlang am Leben bleiben. Sie zeigen Protoplasma-

Fig. 13. Plasmolytische Zerlegung eines Zellenleibes in mehrere perlschnurartig gereihte Tropfenteile (Rhizoiden von *Marchantia*). Der tote Zellkern liegt an der Haarspitze in einem Ballen abgestorbenen Protoplasmas; gleichwohl haben sich zahlreiche Protoplastatropfen mit einer Membran ausgestattet. Unter Benutzung einer Figur von PALLA.



strömung (PFEFFER 1890b, 279 Anm.; HAUPTFLEISCH 1892, 215), können Stärke (KLEBS) und Anthozyan bilden (KATIC 1905, Versuche an *Hydrilla*): kernlose Stücke von *Spirogyra*-zellen können ihre Stärke im Dunkeln verbrauchen und im

Lichte sogar besonders reichlich neue Stärke bilden (KLEBS 1888); nach HABERLANDT (1919b: 1925, 203) können kernlose Teile der *Helodea*-Zellen nicht mehr ihre Stärke diastatisch abbauen. Nach KLEBS (1888) können bei *Funaria* nur die kernhaltigen Stücke Stärke aufbauen; doch geben immerhin auch die kernlosen noch Sauerstoff ab (HABERLANDT 1887, 117). HEITZ (1922) stellte an *Funaria* und *Mnium* fest, daß nur in kernhaltigen Stücken für die Chloroplasten die Bedingungen zur Teilung gegeben sind. Auch diese Angaben bringen aber wohl nur Regeln zum Ausdruck, welche die weitere Forschung nicht ohne Ausnahme bleiben lassen wird.

Ähnliche Feststellungen wie an kernlosen Teilstücken normaler Zellen sind über die physiologischen Leistungen kernloser Zellen auch von denjenigen Forschern gewonnen worden, welche durch anomale Zellteilungen kernlose Zellen entstehen ließen (GERASSIMOFF 1901, 1904 und namentlich WISSELINGH 1909). In kernlosen Zellen der *Spirogyra* vermag das Protoplasma sich zu vermehren, die Chloroplasten wachsen heran, die Zahl ihrer Pyrenoide steigt; es wird in ihnen Stärke und wohl auch Gerbstoff gebildet; der Abbau der Stärke wird fortgesetzt. Die Bewegung des Protoplasmas geht auch in kernlosen Zellen vor sich (GERASSIMOFF, WISSELINGH).

Über die Fähigkeit der kernlosen Zellen zu Wachstum haben BOBILIOFF-PREISSER (1917) und COUPIN (1909) sich geäußert: bei den Pollenschläuchen von *Asculus* soll (BOBILIOFF-PREISSER) das Wachstum kernloser Teile sogar besonders lebhaft sein. Nach WINKLER (1901, 756) lassen sich auch kernlose Trümmer von *Cystoseira*-Eiern mit Spermatozoen vereinigen und zu Keimlingen heranziehen, die sich nur durch langsamer fortschreitende Teilungen und geringere Größe von den normalen unterscheiden.

Die physikalischen Eigenschaften kernloser und kernhaltiger Protoplastenteilstücke b dürfen noch näherer Prüfung. Die Mitteilungen WEBERS (1925, 76) und C. HOFFMANNs (1927) haben gezeigt, daß kernlose und kernhaltige Zellen keine Unterschiede in der Permeabilität erkennen lassen (vgl. auch LINDBAUER 1927, 550). Wir dürfen diese Feststellung mit einer früheren Angabe von BOBILIOFF-PREISSER (1917) vergleichen, nach welcher kernlose Pollenschläuche bei ihrem fortgesetzten Wachstum nach starker Wasseraufnahme unter Plasmoptyse (s. u. S. 85) zugrunde gehen.



GERASSIMOFF (1901, 1904) und WISSELINGH (1909, 175) sahen in kernlosen *Spirogyra*-Zellen zunächst den Turgordruck etwas steigen.

Bemerkenswert ist eine Beobachtung PRINGSHEIMS (1925, 8), der bei Plasmolyse von *Rhoec*-Zellen in Aluminiumsulfatlösungen die Teilstücke des nämlichen Protoplasten und ihren Anthocyangehalt in dem sauren Medium sich verschieden färben sah.

Ausbreitungserscheinungen des Protoplasmas, wie die weiter unten (S. 63) beschriebenen Lamellenbildungen treten nach KÜSTER (1918) bei manchen Zwiebelsorten nur an kernhaltigen Protoplastenstücken, bei anderen Rassen auch an den kernlosen ein; auch die systrophischen Ballungen des Plasmas (s. u. S. 72) scheinen vom Wirken des Kernes nicht immer völlig unabhängig zu sein (KÜSTER 1910c).

Die „Empfindlichkeit“ der kernlosen Zellen, die schon verschiedenen Autoren aufgefallen ist, bedarf einer näheren physikalisch-chemischen Analyse. LEPESCHKINS Meinung (1912, 530), der sie als Folge der vorangegangenen Deformation anzusprechen geneigt ist, ist nicht überzeugend.

Nähere Untersuchung beansprucht ferner die wichtige Frage, wie sich die Störung des zwischen Kern und Protoplasma waltenden Massenverhältnisses in denjenigen Protoplastenstücken geltend macht, in welchen der Zellkern mit einer im Verhältnis zu ihm allzu kleinen Protoplasamasse zu einer morphologisch-physiologischen Einheit geworden ist. PROWAZEK (1901) findet, daß isolierte Plasmaballen von *Bryopsis* um so schneller sich umhüllen, je mehr Kerne sie enthalten. Auf einen Einfluß des zwischen Zellkern und Protoplasma waltenden Massenverhältnisses weist möglicherweise die Feststellung KLEBS' (1888), daß *Zygnema*-Protoplasten dann besonders deutlich geschichtete Membranen erzeugen, wenn sie durch Zerschnürung einen Teil ihrer Masse verloren haben.

Grundsätzlich anders als in den bisher besprochenen Fällen inäqualer Zerteilung der Protoplasten liegen die Dinge dann, wenn die Möglichkeit einer Trennung qualitativ verschiedener Protoplasmassen in Erwägung gezogen werden muß. Für denjenigen, der aus dem unterschiedlichen Verhalten verschiedener Plasmaanteile der lebendigen Zelle und aus ihrer unterschiedlichen Struktur auf die Existenz verschiedenartig veranlagter Plasmaarten zu schließen geneigt ist, erhebt sich die Frage, ob es durch

die eine oder andere Methode wohl gelingen mag, die verschiedenen Arten des Protoplasmas mit ähnlicher Sicherheit voneinander zu trennen, mit der sich das Protoplasma von Zellkern und Chromatophoren trennen läßt.

Die grundsätzliche Bedeutung der Frage für Physiologie und Pathologie des Protoplasmas ist frühzeitig diskutiert worden. STRASBURGER (1876, 416) glaubte, daß *Vaucheria*-Protoplasma-kugeln nur dann zu weiterer Existenz befähigt wären, wenn sie Hautschicht- und Körnerplasma enthalten: Kugeln, die nur aus Körnerplasma bestehen, bersten bei fortgesetzter Wasseraufnahme und gehen zugrunde: Körnerplasma und Hautschichtsubstanz müssen in einem bestimmten Verhältnis stehen: ist Körnerplasma nicht reichlich genug vorhanden, so zersetzt sich die Hautschicht — wie STRASBURGER meint. DE VRIES (1885, 494; 1889b, 138) nimmt ebenfalls an, daß diejenigen Trümmerstücke einer *Vaucheria*-Schwärmospore, die nur von Körnerplasma gebildet werden, keine Umhütung erfahren: „ihre äußere hyaline Schicht darf man also nicht als Hautschicht betrachten“. Später hat PALLA (1890, 327, Anm.) sich mit ähnlichen Mutmaßungen geäußert. PFEFFERS Untersuchungen (1877, 128, Anm.; 1890b, 226) haben ihnen den Boden entzogen. KLEBS (1888, 508) ist ihnen insbesondere auf Grund seiner Beobachtungen an *Vaucheria* entgegengetreten.

Daß sich verschiedene Schichten des lebendigen Protoplasmas leicht voneinander trennen lassen, läßt sich an *Chara*-Zellen nachweisen: LINSBAUER (1929, 575, 576) beschreibt, wie nach Verletzung der Internodialzellen das strömende Plasma austritt und vor der Wunde sich sammelt, das wandständige ruhende bleibt an seiner Stelle. Namentlich JANSE (1906, 434; 1910) hat für *Caulerpa* auf die Verschiedenartigkeit des Plasmas hingewiesen, das die Riesenzelle füllt, und die Trennung beschrieben, die sich unter anomalen Bedingungen in der Zelle vollzieht oder wenigstens vorbereitet: Nach hinreichend kräftiger Verwundung spaltet sich von dem „gewöhnlichen“ Protoplasma eine geringe Menge feinkörniges, chlorophyllfreies „Meristemplasma“ ab, wie es sich auch in den elfenbeinweißen wachsenden Spitzen der Blätter und Rhizome findet; basipetal wandert es an die Wundränder, während das chlorophyllhaltige Plasma nach oben verdrängt wird. Es wäre zu versuchen, ob sich die beiden Formen des Protoplasmas voneinander trennen und als isolierte Massen

auf ihr Verhalten und ihre Befähigungen prüfen lassen. Diese Andeutung soll freilich nicht in dem Sinne verstanden werden, als ob sich zwei verschiedenartig spezialisierte, grundsätzlich ungleichartig begabte Plasmaarten oder gar im Sinne JANSES besondere rhizom-, rhizoid- und blätterbildende Plasmaformen hierbei erweisen lassen könnten. Es liegt ebensowenig Anlaß vor, Existenz und Trennbarkeit spezialisierter Protoplasmen anzunehmen (vgl. auch DOSTÁL, 1928) wie vollends etwa spezialisierte „membranbildende“ und anders veranlagte Zellkerne (HABERLANDT 1887, 96).

Daß bei der plasmolytischen Zerteilung sich Anteile des Zellenleibes voneinander trennen können, die unter dem Einfluß äußerer Bedingungen und lokal angreifender Agentien sich ungleichartig verändert haben, so daß normale ungeschädigte Anteile sich von noch lebenden, aber bereits geschädigten loslösen, werden wir später hören.

**Teilung durch Dickenwachstum der Membran.** — In den großen Zellen mancher Siphoneen (*Codium* u. a.) erfolgt eine Zerteilung des lebendigen Inhaltes durch Bildung eines Membranringwulstes und seine fortschreitende Verdickung.

Weitere Beispiele, die wohl der normalen Zytogenese angehören, liefern die Strikturen, die durch lokale Membranverdickung in den Bastfasern von *Sparmannia* entstehen und zur Zerteilung des Protoplasten führen (KRABBE 1887, 383; Taf. 14, Fig. 26).

Ähnliche Bildungen, wie sie normalerweise im *Codium* gefunden werden, können auch als pathologische Erscheinung und zwar in kernarmen wie kernreichen Schlauchzellen gelegentlich zur Zerteilung des Plasmaleibes führen. Seit STRASBURGERS Beobachtungen (1878) schon oftmals beschrieben worden sind die „Kallosepfropfen“ der Pollenschläuche (Literatur namentlich bei BRINK 1924, 429), die nach BOBILIOFF-PREISSER (1917b) und anderen Autoren als Ringverdickungen der Membran entstehen. Die Mannigfaltigkeit der Formen, welche die Membranverdickungen und Lumenverschlüsse annehmen können, haben namentlich BOBILIOFF-PREISSER (*Lathyrus* — 1917, 472) und OLIVER behandelt (*Sarcodes*: 1891); statt allseitig heranwachsender Membranringe besorgen den Verschluß in anderen Fällen einseitig angelegte Membranverdickungen, die bis zur Breite des Pollenschlauchlumens heranwachsen (BOBILIOFF-PREISSER 1917 — *Narcissus* u. a.).

Ihre große Verbreitung ist allgemein bekannt: unbekannt ist, welche Bedingungen ihre Entstehung veranlassen und lokalisieren. Nach BENSON (1894), der die Bildung der Kallosepfropfen für *Carpinus* näher untersucht hat, wäre wenigstens für Arten mit langsam heranwachsenden Pollenschläuchen die Frage prüfenswert, ob die Pfropfen als normale und entwicklungsfördernde „Einrichtungen“ zu bewerten sind.

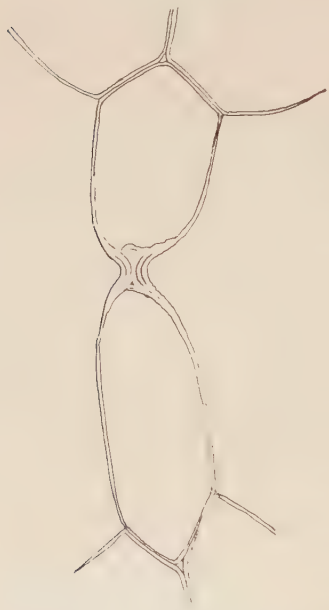


Fig. 14. Anomale Zellteilung nach lokalem Dickenwachstum der Wand (*Hydrodictyon*). Original.

BRINK (1924) stellte fest, daß die durch Kallosepfropfen abgekapselten Spitzenanteile des Pollenschlauches zu weiterem Wachstum befähigt sind.

Nicht selten füllen das Lumen der Pollenschläuche wie in besonders mannigfaltiger Ausbildung auch das der *Saprolegnia*-hyphen pfropfenartige Massen, die nicht als Membranverdickungen, sondern durch Anhäufung degenerierten Protoplasmas zustande kommen; nach STRASBURGER (1908, 531) scheint es, als ob in Pollenschläuchen auch Zellkerne an der Bildung dieser Massen beteiligt sein können. Aus den Mitteilungen der Autoren, welche die Verschlußmassen der Pollenschläuche beschrieben haben, geht nicht immer hervor, ob es sich bei den von ihnen beobachteten Bildungen um zelluloseähnliche Sub-

stanz und um Membranverdickung oder um degeneriertes Protoplasma handelt (vgl. ELfvING 1879, 6, 9). — Ebenso wenig wird für alle in der Literatur beschriebenen Fälle klar, ob es sich bei ihnen um die uns hier beschäftigende Zerteilung des lebenden Schlauchinhaltes handelt oder um eine Trennung toten Plasmas vom lebendigen oder um eine Stöpselbildung, die den mit lebendem Inhalt erfüllten apikalen Anteil des Schlauches von dem entleerten, dem Pollenkorn zugewandten abschließt. —

Teilungen des Zellenleibes, welche bei gleichzeitiger Teilung des Zellkerns sich vollziehen, liegen außerhalb des Rahmens unseres Themas, auch wenn die Teilungen anomal vor sich gehen und anomale Produkte liefern.

Fig. 14 zeigt anomale Teilung einer vielkernigen Zelle, die einer normalen Querwandbildung ebenso wenig fähig ist wie die Pollenschläuche: eine durch unbekannte Faktoren veranlaßte Sanduhrform einer *Hydrodictyon*-Zelle ist zum Anlaß anomaler Wandverdickung und Protoplastenteilung geworden. Über Zellulosepfropfen der *Sphaeroplea*-Zellen hat HEINRICHER (1883) Mitteilungen gemacht.

Auch an anderen Beispielen (vgl. z. B. PRINGSHEIM 1883, 303) ließe sich für die pathologische wie für die normale Zytogenese (Oogonienhalse der *Vaucheria*, Fiederästchen der *Bryopsis*) zeigen, daß die einer Zelle aufgenötigten Konkavitäten oftmals das Protoplasma zu lokaler Zellulosebildung veranlassen; vermutlich sind Anomalien in der Kapillarspannung der Protoplastenoberfläche für die anomale Membranproduktion verantwortlich zu machen.

Schließlich können auch in einkernigen Zellen höherer Pflanzen die Protoplasten durch Membranverdickung in zwei Teilstücke zerschnürt werden, von welchen eines naturgemäß kernlos wird. An dem kernhaltigen und dem kernlosen Teilstück sind dieselben Unterschiede zu beobachten, wie an eben solchen auf plasmolytischem Wege gewonnenen Teilstücken. HABERLANDT (1887, 89) beobachtete, daß in einkernigen Haarzellen (*Sicyos*) durch ringwulstähnliche Verdickung der Außenwände der Zellinhalt sanduhrähnlich durchschnürt werden kann — nur der kernhaltige Anteil umgibt sich mit einer neuen Membran (Fig. 15).

Noch mancherlei andere pathologische Teilungs- und Zerteilungsvorgänge lassen sich an pflanzlichen Protoplasten beobachten; wie werden Produkte solcher Vorgänge als intravakuoläres Protoplasma (s. u. S. 55), wir werden andere Zerteilungsvor-

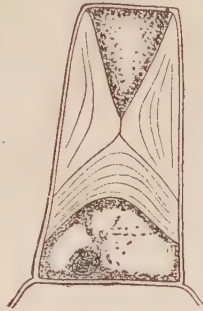


Fig. 15. Unterschied im Verhalten kernhaltiger und kernloser Protoplasten. Der Inhalt einer Haarzelle von *Sicyos* ist durch wulstartige Verdickung der Außenwand in zwei Hälften zerlegt worden; die kernhaltige hat sich mit einer derben Membran ausgestattet. Nach HABERLANDT.



gänge als Plasmoschise und Plasmoptyse zu beschreiben und schließlich auch bei Behandlung der lokalen Nekrose auf verwandte Erscheinungen einzugehen haben.

**Fusion getrennter Protoplasten.** — Der Formwechsel derjenigen Protoplasten, die bei plasmolytischer Kontraktion sich in mehrere Teilstücke zerlegt haben, ist mit dieser Zerstückelung nicht immer schon in seine Endphase gelangt. Da wo Fäden zwischen den Teilstücken gesponnen sind, wird durch ihr Zerreißen die Trennung der Plasmaballen perfekt, oder durch Verkürzung und kapillare Kontraktion der Fadenstücke werden die beiden Teilstücke einander genähert; sie berühren einander und fließen zu einem Körper zusammen.

Die Umformung, die solcher Fusion vorausgeht und ihr folgt, läßt sich bei manchen Objekten — sehr schöne Bilder liefern z. B. die Grundgewebszellen von *Vallisneria* in  $n\text{-NaCl}$  — leicht verfolgen, da der Prozeß mehrere Sekunden in Anspruch nimmt: die beiden Teilstücke formen nicht augenblicks einen einheitlichen Plasmazyylinder, sondern an der Fusionsstelle bleibt noch eine Einschürung deutlich erhalten, indem die Plasmalamelle, welche die Zellsafträume der beiden Komponenten voneinander trennt, erst allmählich dem Zuge nachgibt und sich zur Breite des Zellenlumens oder des ihn füllenden, allmählich zum Zylinder sich formenden Plasmameniskus dehnt.

Fusionsfähig sind die Teilstücke des Protoplasten auch dann noch, wenn sich kein Protoplasmafaden mehr zwischen ihnen spannt. Bringt man sie durch den auf das Deckglas ausgeübten Druck zur Berührung, so verschmelzen sie miteinander, und dasselbe geschieht dann, wenn man die Protoplasten nach Wasserzusatz und Deplasmolyse einander entgegenschwellen läßt (KÜSTER 1909, 1910a).

Die Zellmembran erleichtert solche Versuche, indem sie bei dem Vorwärtsschieben der Protoplasten wie eine führende Schiene dient; doch gelingt es auch durch Anschneiden plasmolysierter Zellen, den lebendigen Inhalt benachbarter Elemente durch Deplasmolyse zum Verlassen ihrer Hüllen zu bewegen und zur Fusion und zur Erzeugung doppelkerniger Riesenprotoplasten zu bringen (KÜSTER 1910b). —

Über das weitere Schicksal solcher Symplasten ist noch nichts bekannt. Unsere Erfahrungen über die schädigende Wirkung

von Plasmolyse und Deplasmolyse gestatten kaum, ihnen eine günstige Prognose zu stellen.

Nur gleichartige und artgleiche Protoplaststücke lassen sich miteinander vereinigen, gleichviel ob sie aus der nämlichen Zelle oder aus verschiedenen Zellen stammen.

Ob Protoplasten, welche aus Zellen verschiedener Gewebe eines und desselben Organes stammen, noch hinreichend gleichartig sind, um miteinander zur Fusion gebracht werden zu können (nach KÜSTERS Methode, 1910 b), oder ob die Protoplasten irgendwelcher einander allzu unähnlicher Zellen nach Befreiung von ihrer Membran die Fusion ebenso ablehnen, wie Schleimpilz- amöben verschiedener Arten oder wie die Stücke von Pseudopodien verschiedener Rhizopoden-Individuen, und ob bei den Fusionserscheinungen für den lebendigen Inhalt der Dermoplasten höherer Pflanzen ähnliche Grenzen wirksam sein mögen und auch unter wechselnden äußeren Bedingungen gewahrt bleiben wie bei Bastard- und Burdonenerzeugung, ist noch nicht geprüft worden (vgl. BERTHOLD 1886, 108; PFEFFER 1890, 154).

Nicht unter allen Umständen läßt sich eine Fusion selbst der in einem Zellenlumen nebeneinanderliegenden Protoplaststücke so prompt erreichen, wie es soeben zu schildern war, und in vielen Fällen lehnen die Protoplasten die Verschmelzung auch dann ab, wenn sie unter starkem Druck gehalten werden und sich aneinander stark abplatten. Aus dem Verlust der Fusionsfähigkeit werden wir auf Änderungen in der Oberflächenbeschaffenheit der Protoplastenteilstücke Schlüsse ziehen dürfen. Wir kommen daher im 2. Kapitel noch einmal auf diese Erscheinungen zurück.

**Intravakuoläres Protoplasma.** — So wie die Gestaltveränderungen des ungeteilten Protoplasten teils an seiner äußeren Oberfläche sich geltend machen, teils an seiner inneren bemerkbar werden können, so ist auch eine Zerteilung des Protoplasmaleibes in doppeltem Sinne zu erwarten: entweder die äußere Oberfläche verliert ihre Einheitlichkeit, und es kommen mehrere oder viele nebeneinanderliegende Teilstücke zustande — oder die Hauptmasse des Protoplasmas gibt eine wechselnde Zahl kleiner oder großer Teilstücke nach innen an den Zellsaftraum ab, so daß sie von der Hauptmasse des Protoplasmas dauernd umschlossen und die Umrißlinien des ganzen Protoplasmaleibes unverändert bleiben. Mit ЧОЛОДНЬ (1923) sprechen wir in solchen Fällen von intravakuolärem Protoplasma.

Die im vorigen Abschnitt beschriebenen Arten der Protoplastenteilung sind Erscheinungen von weitester Verbreitung, die sich bereits mit wenig gewaltsamen Mitteln an sehr vielen Zellen jederzeit herbeiführen lassen. Ob auch die Bildung intravakuolären Protoplasmas eine so weite Verbreitung hat, ist mindestens zweifelhaft. Allerdings ist zuzugeben, daß das Auftreten einer an der Zellsaftgrenzfläche sich abspielenden Protoplastenzertrümmerung sich leichter der Beobachtung entziehen kann als ein den Gesamtprotoplasten zerklüftender Vorgang, so daß die mit den Formveränderungen der Pflanzenzelle beschäftigten Beobachter jene inneren Vorgänge vielleicht schon manchenmal übersehen haben.

Physiologisch und pathologisch bedeutungsvoll scheint namentlich der Umstand, daß intravakuoläres Protoplasma nach schädigenden Eingriffen in das Zellenleben entsteht und seinerseits sehr gefährdet ist; vielleicht darf angenommen werden, daß die allseitige Umspülung mit Zellsaft seinem Leben verderblich werden kann — obwohl wir freilich dasselbe Medium den Protoplasmatrümmern fleischiger Beerenfrüchte nicht eben gefährlich werden sehen (KÜSTER 1927 b).

Intravakuoläres Protoplasma ist bisher namentlich in Zellen mit stark strömendem Inhalt bemerkt worden. Die starke Strömung ist ohne Zweifel der Ablösung kleiner oder großer Anteile und ihrer Abgabe an den Zellsaftraum günstig. Mehrere Autoren haben festgestellt, daß in den Zellsaftraum der großen Internodialzellen von Characeen nicht selten ansehnlich große Plasmaballen geraten (RHUMBLER 1902 a, 301 ff., STALBERG 1927, Fig. 4 u. a.). Namentlich LINSBAUER (1929, 570, 599) hat ihre Struktur und ihr Schicksal eingehend beschrieben. Es handelt sich bei ihnen um freischwimmende Plasmotropfen, die spezifisch schwerer sind als der sie umgebende Zellsaft und daher stetig an der physikalisch unteren Seite der Zelle sich sammeln. Liegt diese horizontal, so werden sie von der Strömung des wandständigen Protoplasmas mitgerissen und in Rotation versetzt. Man findet Protoplasmaaballen aller Größen — bald kleinste Kügelchen (Fig. 16a), bald große Massen, welche die ganze Breite des Zellsaftraumes in Anspruch nehmen (Fig. 16b).

Solche Protoplasmatropfen in großer Anzahl zu gewinnen, gelingt durch Zentrifugenbehandlung der Zellen (Fig. 16a).

Die intravakuolären Protoplasmatropfen können tagelang am Leben bleiben; dann treten Deformationen und Strukturänderungen ein. —

Die frühesten sicheren Beiträge zur Kenntnis des intravakuolären Plasmas bringen HOFMEISTERS Befunde (1867, 51), der das strömende Plasma der Endospermzellen von *Cerato-*

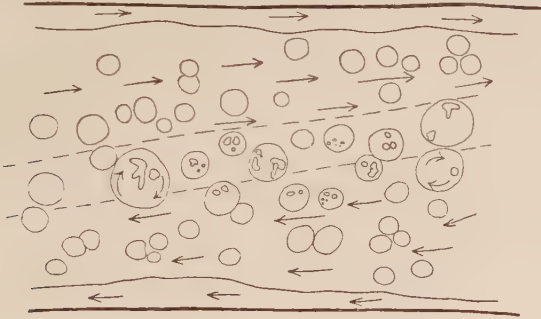


Fig. 16. Intravakuoläres Protoplasma in den Internodialzellen von *Chara foetida*. a Kleine Kugeln nach Zentrifugenbehandlung der Zelle.

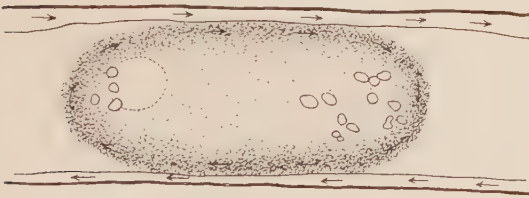


Fig. 16 b großer Protoplasma- und Vakuolenkomplex.  
Nach LINSBAUER.

*phyllum demersum* tropfenähnliche Anteile abgeben und diese später mit der Hauptmasse des Protoplasmas wieder verschmelzen sah. Bei *Nitella* hat offenbar auch BERTHOLD (1886, 123), als er VELTENS Angaben (1876, 85) über rotierende Chloroplasten der Characeen nachprüfte, intravakuoläres, chlorophyllführendes Protoplasma vor sich gehabt und richtig beurteilt. CHOLODNY (1923, 237) fand ähnliche isolierte Protoplasmatropfen in den Wurzelhaaren von *Trianea*; auch er sah sie durch Verschmelzung in der Hauptmasse des Protoplasmas wieder aufgehen. Ihr Ent-

stehen bringt CHOŁODNY mit der Wirkung chemischer Agentien ( $MnCl_2$ ) in Zusammenhang und mit der des Hungers. KLEMM (1895, 663) stellte fest, daß schon einem Zusatz geringer Säuremengen Stockungen und Stauungen im Plasmastrom der *Trianca*-Wurzelhaare folgen und schließlich Ablösung rundlicher Plasmamassen von den Strängen oder dem Wandbelag, an welchen sie entstanden waren. Dasselbe Objekt hat vorher bereits PFEFFER (1886, 250, 255, 262, 265) intravakuoläres Protoplasma geliefert: intravitale Zuführung von Methylviolett, Bismarckbraun und Fuchsin führt zu besonders lebhafter Färbung einzelner Anteile des Plasmas, die sich dann von den übrigen abtrennen und als absterbende Massen in den Zellsaft geraten. Eine Wiedervereinigung dieser Auswurfsmassen mit dem ungeschädigten strömenden Plasma findet nicht statt. Mit ähnlichem Resultat färbte KLEMM das Protoplasma der *Chara*-Rhizoiden (1895, 673). PFEFFER (1890a, 177) mutmaßt, daß eine besonders weitgehende Desorganisation einzelner Plasmaanteile Voraussetzung für ihre Abbeförderung in den Zellsaftraum ist, und erinnert einerseits an die Erzeugung intravakuolären Protoplasmas durch Ammoniak, extreme Temperaturen und elektrische Entladungen (1881, 2, 386 ff.), andererseits an PRINGSHEIMS Beobachtungen, nach welcher an geschädigtem *Nitella*-Plasma (1879 bis 1881, 333) keine Bildung intravakuolärer Auswurfstropfen erfolgte. Die neuen Beobachtungen über intravakuoläres Protoplasma zeigen deutlich, daß es zur Ablösung desselben wenigstens nicht im allgemeinen einer besonders starken Desorganisation des Plasmas bedarf, welche PFEFFER voraussetzte; andererseits wird sich annehmen lassen, daß starke Desorganisation die Ablösung befördert.

Zweifelhaft scheint mir, ob mit LINDBAUER (1929, 571) auch die von MEYER (1837 bis 1839, 233) beobachteten und von WIGAND (1885, 11) wiedergefundenen Plasmaballen in den Zellen der *Vallisneria* hierher zu rechnen sind; die von WIGAND für sie angemerkenen „Revolutionsbewegungen“ lassen mich annehmen, daß es sich bei ihnen um rotierende „Systrophe“-Ballungen wandständigen Protoplasmas gehandelt hat, wie es auch für andere Pflanzen wohl bekannt ist (KÜSTER 1910c). Auch jene erscheinen „mitten in der Zelle“, wenn die mit Systrophe ausgestattete Zellwand dem Beobachter zugewandt ist.

Intravakuoläres Protoplasma tritt höchstwahrscheinlich nicht nur in den Zellen der genannten und als Beispiele für stürmische



Protoplasmbewegung allgemein bekannten Pflanzenarten auf; vermutlich läßt sich das Protoplasma sehr vieler lebendiger Zellen durch Zentrifugieren, durch mikrochirurgische Eingriffe, durch elektrische Schläge oder andere gewaltsame Mittel zur Abgabe intravakuolärer Tropfen bringen.

Die bereits erwähnte Angabe HOFMEISTERS bezieht sich auf die tentakelartigen Fortsätze, die er von den Plasmasträngen seiner Objekte ausgehen sah: er beobachtete, daß sie tropfig zerfallen, und daß auf diese Weise frei schwebende, kleinste Plasmatröpfchen entstehen. Auch die Plasmazungen von *Allium* (KÜSTER 1927a) können denselben Zerfall erfahren und eine große Zahl intravakuolärer Tropfen liefern: das genannte Objekt ist einer Ermittlung des Schicksals dieser Tröpfchen nicht günstig. Wir kommen später auf diese Erscheinungen zurück.

#### 4. Plasmaverlagerungen

Alle Plasmaverlagerungen und Plasmaanhäufungen, die für die Betrachtungen des vorliegenden Kapitels in Frage kommen, lassen sich als aktive und passive unterscheiden.

Von aktiven wollen wir sprechen, wenn lebendiges Protoplasma unter dem Einfluß irgendwelcher Reize sich umgruppiert, seine Verteilung an der Zellwand oder im Zellsaftraum ändert, an bestimmte Teile der Zelle wandert und an ihnen für kürzere oder längere Zeit sich anhäuft.

Passive Verlagerungen liegen vor, wenn das Protoplasma gewaltsam an eine bestimmte Stelle der Zelle befördert wird. —

Wir schildern zunächst die aktiven Verlagerungen oder Wanderungen des Protoplasmas.

Ausbildung und Schwinden der Plasmastränge und Plasmafäden. — Die Ausstattung des Zellsaftraumes mit Plasmafäden ist nicht nur bei Zellen verschiedener Gewebe und verschiedener Artzugehörigkeit verschieden, sondern ändert sich auch mit dem Alter der Zelle, ja sie wechselt oftmals vor den Augen des Beobachters von Augenblick zu Augenblick: die Lage der Fäden verschiebt sich, sie werden eingezogen, und ihre Substanz geht in der des Plasmabelages auf, — oder es entstehen neue Fäden und derbe Stränge und bandähnliche oder segelförmige Platten. Seit MOHL ist das mannigfaltige und wandelbare Bild, das die Plasmafäden des Zellsaftraumes geben, schon oft beschrieben worden (MOHL 1846, HOFMEISTER 1867, 36ff.:

BERTHOLD 1886, 120 u. v. a.; vgl. auch die Abbildung bei HEIDENHAIN 1907, 103, Fig. 30). Wie sich nach traumatischen Eingriffen die Konfiguration des Protoplasmas, der Plasmafäden und Plasmalamellen fortwährend ändert, hat KLEBS (1888, 508) für *Vaucheria*-Fäden beschrieben. In älteren Zellen verarmt die Ausstattung mit Plasmafäden und Plasmalamellen mehr und mehr; schließlich schwinden sie ganz, und das Plasma liegt dann nur noch als wandständiger Belag vor.

Ähnliche Änderungen wie beim normalen Ablauf der Dinge und beim physiologischen Altern machen die Zellen und ihre Protoplasmaausstattung auch unter pathologischen Lebensbedingungen durch. Die Ausstattung mit Plasmafäden und Lamellen verarmt, indem die Plasmafäden reißen, und ihre Substanz von dem wandständigen Protoplasma eingezogen wird. Solche Zerstörungen können durch Eingriffe der verschiedensten Art hervorgerufen werden; KÜHNE (1864, 99) beobachtete dergleichen nach Einwirkung des elektrischen Stromes: er vergleicht das Bild des zerstörten Systems von Protoplasmafäden mit dem Maschenwerk einer Hängematte. Dieselbe Zerstörung rufen Belichtung (PRINGSHEIM 1879), plötzliche Temperaturerhöhung, mechanische Mißhandlung der Zellen und andere Angriffe hervor. Nach Plasmolyse wurde sie bereits von HOFMEISTER beobachtet (1867, 57). KLEMM (1895, 670), ÅKERMAN (1915) und LEPESCHKIN (1925) berichten über die Wirkung von Alkohol, Chloroformwasser und anderen narkotischen Mitteln, über die Wirkung der Atemnot u. a.

Die Plasmafäden, welche schwinden und von dem wandständigen Protoplasma eingezogen werden, machen hierbei oftmals dieselben Formveränderungen durch, die wir für die plasmolytisch sich kontrahierenden Inhaltsmassen langgestreckter Zellen und für die zwischen den Teilstücken zerfallender Protoplasten gespannten, sich „unduloid“ modellierenden Plasmastränge kennengelernt haben (s. oben S. 42). Gerade über tropfige Ballungen und die „Varikositäten“ der Plasmastränge finden sich bereits bei den frühesten Autoren eine Reihe von Mitteilungen: Unter dem Einfluß der verschiedensten schädigenden Eingriffe, bei allzu tiefen und allzu hohen Temperaturen (KÜHNE 1864, 101; SACHS 1865 u. a.), nach Behandlung mit Säuren (KLEMM 1895, 659ff. u. a.), nach Einwirkung des elektrischen Stromes (HEIDENHAIN 1861, 66; M. SCHULTZE 1863, 45; KÜHNE 1864, KLEMM 1895,

651 u. a.), nach Behandlung mit narkotischen Mitteln (Chloroformwasser — A. MEYER 1920, 466 u. a.) werden dieselben Ballungen an den Protoplasmasträngen der *Cucurbita*-Haare, der *TraDESCANTIA*-Zellen usw. beobachtet, und auch der wandständige Plasmabelag nimmt unter denselben Bedingungen knotige Verdickungen als Folgen ungleichmäßiger Verteilung und Ballung an. — A. MEYER (1896) brachte die Plasmodesmen von *Volvox* durch leichten Druck zu unduloiden Deformationen. —

In anderen Fällen und unter anderen Bedingungen erfährt das Plasmafadenwerk der Zelle eine Bereicherung, indem von dem Wandbelag aus neue Fäden gesponnen werden, oder sogar breite Lamellen entstehen, die den Zellsafräum fächern. Dieser Vorgang läuft in entgegengesetzter Richtung wie der, den wir als Kennzeichen des physiologischen Alterns der Zelle erkannt haben; in der Tat sehen wir die Neuausstattung der Zelle mit Plasmafäden unter Umständen eintreten, welche von einer nach anomalen Eingriffen eintretenden Verjüngung der Zelle zu sprechen gestatten. Eine solche liegt z. B. vor, wenn nach Trauma die Epidermiszellen der *Begonia*-Blätter sich zur regenerativen Teilungstätigkeit vorbereiten und ihr Lumen mit Plasmafäden ausstatten (HARTSEMA 1924). Hier mag die Fadenneubildung wohl mit einer assimilativen Plasmavermehrung Hand in Hand gehen. ÅKERMAN (1915) hat die Vermutung ausgesprochen, daß auch in vielen anderen Fällen die Vermehrung des Plasmafadenwerkes auf eine Steigerung des Stoffwechsels schließen lasse. Er sieht das Strangsystem sich bereichern, wenn die Chromatophoren einer Zelle ergrünen, oder lebhafte Stärkebildung einsetzt, und erinnert an die Befunde DEHNECKES (1881, 12) und HAUPTFLEISCHS (1892, 193), die nach Trauma ähnliches eintreten sahen. Eine allgemeingültige Regel bringen aber solche Beziehungen zwischen Plasmafadenvermehrung und Stoffwechselsteigerung nicht zum Ausdruck — höchstens in dem Sinne, daß Vermehrung der Grenzfläche Protoplasma-Zellsaft wohl manchen Stoffwechselprozeß zu steigern geeignet scheint. Andererseits ist daran zu erinnern, daß gerade in alternden Zellen Vakuolenteilung eintreten kann (SCHIMPERS Beobachtungen an welkenden Blüten von *Billbergia amoena* u. a. 1883, 127; WEBERS Mitteilungen über die Korollenzellen von *Anagallis* 1925, 77 u. a.).

Eine energische Neubildung von Plasmafäden bedeutet eine gewaltige Oberflächenvermehrung des Protoplasmas, die freilich

nur der Grenzfläche Plasma-Zellsaft zugute kommt. Es gelingt, durch verschiedenartige Eingriffe das Protoplasma zu solchen Ausbreitungserscheinungen zu bringen. Was für Oberflächenkräfte dabei im einzelnen wirksam werden, vermögen wir vorläufig nicht zu analysieren. Nähere Prüfung verdient die Frage, ob und in welchen Fällen mit den Vorgängen der Plasmafädenvermehrung eine Volumenzunahme des Plasmas sich verbinden kann — wenn nicht durch Assimilation, so durch Quellung

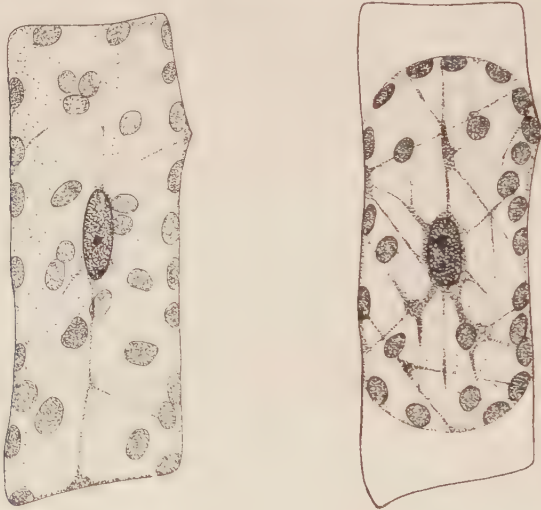


Fig. 17. Ausbildung der Plasmafäden unter verschiedenen Bedingungen. Epidermiszellen des Stengels von *Ranunculus lingua*. *a* in Wasser; *b* nach 2stündiger Plasmolyse in 0,75 n-Traubenzucker (Fixierung in Osmium-Alkohol). Nach AKERMAN.

(s. unten S. 152). Im allgemeinen werden bei der „inneren Pseudopodienbildung“ (DE VRIES 1885, 506ff.) der Dermatoplasten ähnliche Kräfte wirksam sein wie bei der „äußeren“ der Gymnoplasten.

Nach AKERMAN (1915) bewirken starke Narkotika — 5 bis 7 % Alkohol, 1 bis 2 % Antipyrin, gesättigte Chloroformlösung usw. — Kontraktion der Fäden; schwache Narkotika führen zur Vermehrung der Fäden. Starke Plasmolyse (HOFMEISTER 1867) führt zur Kontraktion, geringere ruft nach AKERMAN Vermehrung der Fäden, also Ausbreitungserscheinungen hervor (vgl. Fig. 17).

Dieselbe Wirkung hat Behandlung mit hypertonischen Mitteln auf die Plasmakonfiguration der Diatomeenzelle (CHOLNOKY 1928). Neue Fäden sieht man nach Zerstörung der alten (HOFMEISTER 1867, 51; DE VRIES 1885, 508) nach einiger Zeit der Ruhe wieder entstehen. DE VRIES (1885, 507) konnte erkennen, daß die neuen Plasmafäden zuerst nur aus hyalinem Material bestehen, und daß später Körnerplasma in sie eindringt; bleiben sie dauernd dünn, so bleiben sie auch hyalin.

**Bildung von Plasmalamellen.** — Besonderes Interesse hat die bereits erwähnte Wirkung der Plasmolyse. Es hat bei dieser oftmals nicht sein Bewenden bei Bildung von Fäden, sondern es kommt zur Entwicklung zahlreicher Plasmalamellen, die den Zellsaftraum septieren und „furchen“, so daß er sich in einen grobblasigen Schaum verwandelt.

KÜSTER (1918) beobachtete solche Wirkungen namentlich an den Epidermiszellen von *Allium cepa*.

Läßt man die Objekte dreimal 24 Stunden in einem kräftigen Plasmolytikum liegen (n-KNO<sub>3</sub>, n-Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>, n-Rohrzucker), so nimmt die Zelle nach reichlicher Aufteilung der Vakuole ein morulaartiges Aussehen an (Fig. 18). Wie auf andere Umformungen des Protoplasmas ist der Zellkern auch auf die hier behandelte nicht ohne Einfluß; bei manchen Zwiebelvarietäten („Erfurter Blaurote“) läßt sich zeigen, daß nach plasmolytischer Zerteilung der Protoplasten nur die kernhaltigen Stücke Vakuolenfurchung erfahren: das kernhaltige Stück ist zwar im allgemeinen auch das plasmareichere und schon daher zur Vakuolenfurchung vielleicht besser geeignet; doch bleiben die erwähnten Beziehungen zum Zellkern auch dann erkennbar, wenn ausnahmsweise das kernhaltige Protoplastenstück besonders plasmaarm ausgefallen ist.

Tiefe Temperatur (− 4 bis 6°) hemmt die Vakuolenfurchung; diese kann nachgeholt werden, wenn die Präparate nachträglich in ausreichend hohe Temperatur (12 bis 18°) gebracht werden.

Die Erscheinung der Vakuolenfurchung ist wahrscheinlich weit verbreitet; sie hat vermutlich auch ÅKERMAN mit der von ihm studierten Strangbildung vorgelegen (1915, 52, s. o. Fig. 17; vgl. KÜSTER 1918, 287, Anm.): doch bleibt die Kammerung des Zellsaftraumes oftmals auf engumgrenzte, besonders plasmareiche Anteile der Zelle beschränkt und die Zahl der Kammern oft gering. Ist Systrophe des Protoplasmas eingetreten (s. u. S. 72), so entstehen dort, wo Protoplasma und Zellkern sich ge-



häuft haben, oftmals mehrere parallel gerichtete Plasmaplatten (Fig. 18e), oder es werden in dem Plasmaballen zahlreiche kleine und kleinste Vakuolen sichtbar (rote Sorten von *Allium cepa*), von deren Zonenordnung später noch zu sprechen sein wird (Kapitel 2, Fig. 32). —

Aggregation. — Eine besonders weit fortschreitende Vakuolenfurchung liegt schließlich auch bei den Veränderungen vor, welche die Tentakelzellen von *Drosera* nach Fütterung und über-



Fig. 18. Furchung der Vakuolen durch Entwicklung von Plasmaplatten nach Plasmolyse in n-Rohrzucker (Epidermis von *Allium cepa*. a und b Beginn der Furchung; c und d fortgeschrittene Furchung und Entwicklung einer grobschaumigen Plasmastruktur; e die Vakuolenfurchung beschränkt sich auf den besonders plasmareichen Teil der Zelle; es entstehen zahlreiche parallel gelagerte Platten. Nach KÜSTER.

haupt nach chemischen Reizen verschiedenster Art durchmachen: es tritt zunächst in den Zellen der Drüsenköpfe, später in den der Stiele eine auffallende Umformung des Protoplasmas ein, indem Plasmafäden und Plasmaplatten vom Wandbelag aus sich durch den Zellsaftraum strecken und diesen fort chreitend in immer kleinere Kämmerchen, oftmals solche von auffallend langgestreckter, strang- oder wurmähnlicher Gestalt zerlegen (vgl. Fig. 19). Als Aggregation ist der Prozeß schon wiederholt beschrieben worden (vgl. DARWIN, CH. 1876; DARWIN, FR. 1867;

PFEFFER 1877, 196; SCHIMPER 1882; GARDINER 1885; DE VRIES 1886, 1; PFEFFER 1886b, 323, Anm.; BOKORNY 1889, 428; GÖBEL 1893, 2, 198; PFEFFER 1904, 466; JANSON 1920, 164; MANGENOT 1927; DUTRENOY 1927 u. a.).

Über das Recht, mit welchem die Aggregation bei der Pathologie des Protoplasmas besprochen wird, können Zweifel bestehen;

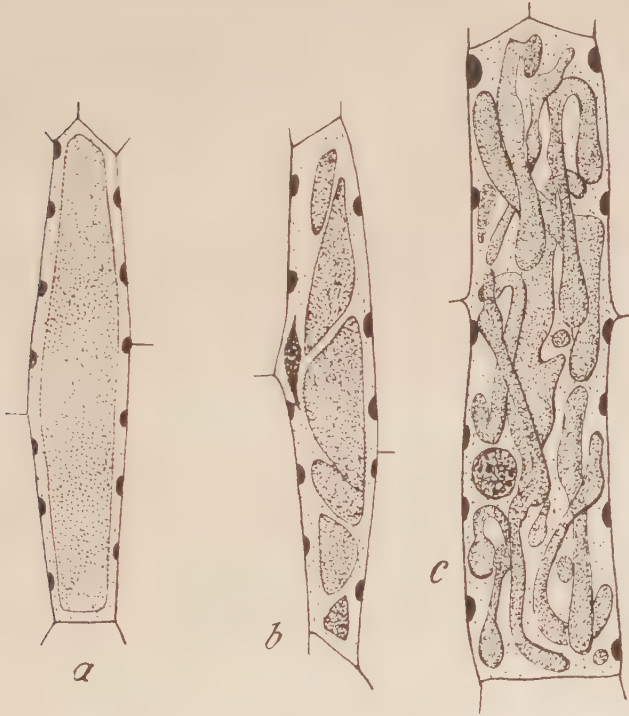


Fig. 19. Aggregation. Zellen aus der Tentakelepidermis von *Drosera rotundifolia*. *a* Ungereizte Zelle; *b* Beginn der Vakuolenzerklüftung; *c* Höhepunkt der Zerklüftung; es haben sich zahlreiche wurm- und fadenartig gestaltete Vakuolen gebildet. Nach ÅKERMAN.

die hier gegebene Erwähnung des Phänomens mag darin ihre Rechtfertigung finden, daß Aggregation wie unter normalen, so auch unter anomalen Umständen eintritt, vor allem nach chemischer Reizung mit den verschiedensten Stoffen — nicht nur mit Eiweiß, Pepton, Fleischextrakt, Pepsin, Diastase, sondern auch mit Harnstoff, Phosphorsäure, Phosphaten, Äthylalkohol,

Äther u. a. — worüber ÅKERMAN (1917) eingehend berichtet hat. Nach ÅKERMAN quillt das Protoplasma bei diesen Vorgängen stark; es wird leichter als der Zellsaft; der Turgordruck der Zellen steigt. — Auch die Zellen dekapitierter Tentakeln sind noch zur Aggregation befähigt.

Der Vorgang der Vakuolenzerklüftung geht nach einigen Stunden wieder zurück. —



Passive Vakuolenfurchung. — In allen bisher beschriebenen Fällen ist die Kammerung des Zellsaftes eine aktive Leistung des Protoplasmas.

Nach DE VRIES (1889, 24) scheint eine weitgehende Zerlegung des Zellsaftes durch Plasmalamellen auch ohne aktive Beteiligung und Ausbreitungserscheinung des wandständigen Protoplasmas zustandekommen zu können. Für *Spirogyra* gibt DE VRIES an, daß die Chloroplasten sich kontrahieren, sich plasmoschitisch vom Wandbelag trennen und hierbei Fäden und Lamellen aus dem letzteren herausspinnen können, so daß schließlich eine grobschäumige Plasmastruktur, wie die in Fig. 20 gezeigte, zustande kommen kann, wenn die grünen Schraubenbänder sich verkürzen und einen Teil des Zellenlumens völlig räumen. Die Mitteilungen verdienen Nachprüfung.

Fig. 20. Kammerung der Vakuole von *Spirogyra* durch die sich kontrahierenden Schraubenbänder. Nach DE VRIES.

Plasmazungen. — Wenn man die Epidermiszellen der Zwiebschuppen von *Allium cepa* (Konvexe Seite) kräftig plasmolysiert, so nehmen die Zellenleiber binnen 2 bis 30 Minuten eine auffallende faserige bis grobsträhnige Struktur an oder täuschen bei Betrachtung ihrer dem Beobachter zugewandten Oberfläche eine spongiöse Auflockerung ihrer Substanz vor.

Bei der Feinheit, welche die beschriebenen Strukturen an der Mehrzahl der plasmolysierten Zellen behält, ist es nicht leicht, über ihr Zustandekommen sich Rechenschaft zu geben; hier und da nehmen aber dieselben Strukturen gröbere Beschaffenheit an, so daß von diesen auch auf die feineren und feinsten geschlossen werden darf.

Es handelt sich bei den faserigen Elementen, die in der Zelle sichtbar werden, um „Plasmazungen“, welche meist als sehr fein ausgezogene Fäden in den Zellsaftraum hineinwachsen (KÜSTER 1926).

Am besten sieht man an den plasmareichen Schmalseiten plasmolysierter Epidermiszellen das Phänomen sich entwickeln: selten einzeln (Fig. 21a), zumeist zu Bündeln vereinigt (Fig. 21b) oder in überaus großer Zahl und dichtester Gedrängtheit schieben sich derbe oder zarte Plasmafäden zusehends in den Zellsaftraum vor, bewegen sich schlängelnd in ihm und verschwinden schließlich unter degenerativen Zerfallserscheinungen. Ihre Form ist entweder die eines überall gleich starken, oftmals gekrümmten und gewundenen Fadens, oder sie tragen an der Spitze eine klöppel- oder kopfartige Anschwellung. Wenn an allen Seiten eines sich kontrahierenden Protoplasten feinste Plasmazungen in großer Zahl sich entwickeln, so geben sie dem Zellenleibe eine hieroglyphische Zeichnung, wie sie in Fig. 21c angedeutet ist — die Mikrophotographie versagt den feinen Strukturen gegenüber, und Zeichnungen vermögen ebenfalls nur eine unvollkommene Vorstellung von dem eigenartigen Bilde zu geben.

Namentlich dann, wenn die Protoplasmazungen in besonderer Feinheit entwickelt sind, erinnern sie lebhaft an die „Myelinfiguren“, mit welchen VIRCHOW und QUINCKE bekannt gemacht haben: treten die Effigurationen in geringerer Zahl und mit ansehnlicher Breite auf, so wird klar, daß es sich bei ihnen um vorgestreckte Anteile des Protoplasmas handelt, und daß bei ihrer Entwicklung ein Ausbreitungsphänomen vorliegt: hier und da werden durch lamellenähnliche „Einbrüche“ des Protoplasmas in den Hauptzellsaftraum von diesem kleine Teilvakuolen abgetrennt; im großen und ganzen kommt es aber nur zur Produktion fingerartiger, fadendünner Effigurationen, die blind in den Zellsaftraum ragen und um so schneller zerfallen, je feiner sie sind.

Mit der Form, die der Protoplast annimmt, wechseln auch Gestalt und Verteilung der Zungen. Besonders auffallend sind die von lokalen Plasmaanhäufungen ausgehenden sternförmigen Zungengruppen (Fig. 21d).

Über die Verbreitung der hier beschriebenen Erscheinung lassen sich noch keine Angaben machen: mir sind sie bisher nur von *Allium* her mit der Deutlichkeit bekannt geworden,

die ihrer Erforschung günstig ist. Auch diese Art zeigt die Erscheinung keineswegs immer mit gleichbleibender Deutlichkeit. Reichtum an Protoplasma ist ihr stets günstig. Die Mitteilungen früherer Autoren lassen aber keinen Zweifel daran, daß schon vor geraumer Zeit dieselben oder ganz ähnliche Erscheinungen auch an plasmareichen Zellen anderer Herkunft künstlich hervorgerufen und beachtet worden sind. WEBER (1929a, vgl. auch KÜSTER 1929b) hat darauf aufmerksam gemacht, daß BRÜCKE (1862) „Plasmazungen“ im hier erörterten Sinne vor sich hatte, als er Brenohaare von *Urtica* den „Schlägen des Magnetelektromotors“ aussetzte. „Um die Wirkung der elektrischen Ströme in ihren einzelnen Stadien zu verfolgen, tut man am besten, den Kreislauf nur

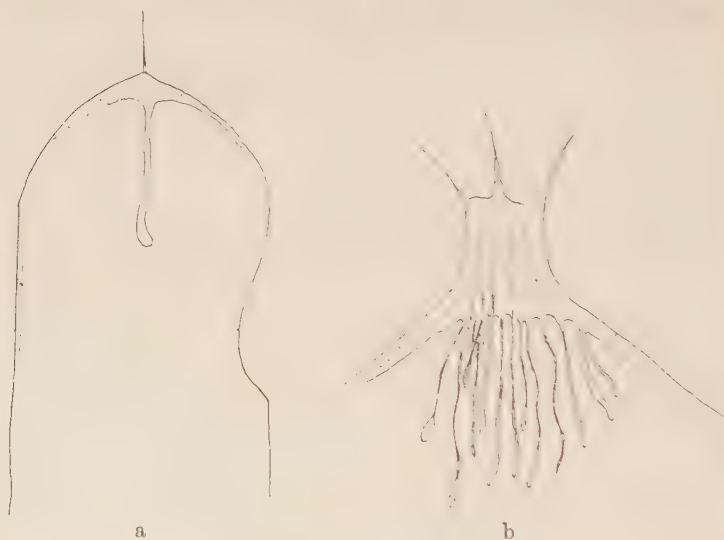


Fig. 21. Plasmazungen. Epidermiszellen von *Allium cepa*. a Solitäre Bildung an der Schmalseite einer plasmolysierten Zelle; b Gruppe von Plasmazungen;

für einige Sekunden zu schließen, so daß das Haar eine kurze Reihe von Schlägen erhielt. Die erste Veränderung, die man dann wahrnimmt, besteht in der Regel in dem Erscheinen einer größeren oder geringeren Menge von Fäden, welche vom Zellenleibe aus in die Intrazellularflüssigkeit hineinragen . . . manchmal sieht man sie wie Raketen aus dem Zellenleib hervorschießen,



sobald man den Kreis des Magnetelektromotors schließt. Sie haben oft eine beträchtliche Länge: ich habe solche beobachtet, die im gestreckten Zustande bis zur Achse in das Innere des Haares hineinragen. An ihren Enden tragen sie eine größere oder kleinere Anschwellung, und man sieht sie in einer fortwährenden, bald

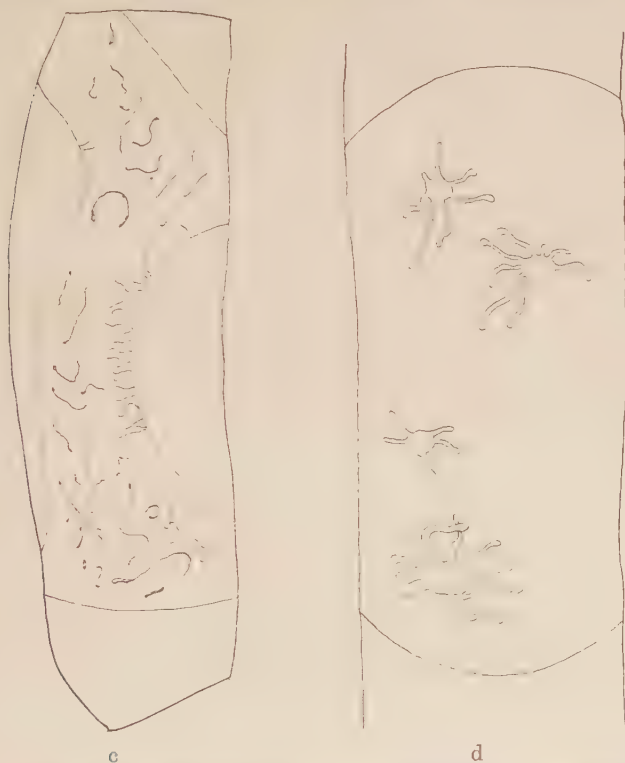


Fig. 21 *c* zahlreiche Plasmazungen in der Flächenansicht; *d* Plasmaballen mit sternförmigen Zungengruppen. Nach KÜSTER.

schwächeren, bald stärkeren zitternden oder schlängelnden Bewegung begriffen. Bisweilen sieht man neben den Fäden auch stärkere kolben- oder keulenartige Gebilde hervortreten.“ — Die Beschreibung paßt in allen Einzelheiten auch auf die Plasmazungen von *Allium*. Meine eigenen Versuche, an BRÜCKES Objekte durch Plasmolyse Bildung von Plasmazungen hervorzurufen, blieben bisher ergebnislos, obwohl ich sie zu allen Jahreszeiten wiederholt habe.

Zum zweiten Male wurden dieselben Bildungen, welche BRÜCKE beschreibt, von MAX SCHULTZE (1863. 44; vgl. auch KÜHNE 1864) nach Reizung durch elektrische Schläge und nach Anwendung hoher Temperatur (40°) beobachtet.

Weitere Beobachtungen, die sich auf die Endospermzellen von *Ceratophyllum demersum* beziehen, gehen auf ROSANOFF (zitiert nach HOFMEISTER) und HOFMEISTER (1867. 51) zurück: nach elektrischer Reizung wie nach mechanischen Eingriffen sahen die Heidelberger Beobachter aus den dicken Plasmasträngen „an einer oder mehreren Stellen, einzeln oder bündelweis, gleichzeitig oder sukzessiv, tentakelförmige Protuberanzen von mäßiger Länge, meist von Keulenform, hervortreten“.

Glücklicher als andere Beobachter war SCARTH (1927. 198), nach dessen Mitteilungen die hier beschriebenen Effigurationen, „which protrude from the tonoplast into the sap cavity“, bei Pflanzenzellen verschiedenster Art anzutreffen sind. Es bedarf nach dem genannten Autor keiner besonderen Eingriffe in das Zellenleben, um sie wahrzunehmen: „they may even cover the vacuolar surface with a medusoid growth of writhing filaments or clavate and bulbous protuberances“.

Auch SCARTH stellt die Plasmazungen in eine Reihe mit den Strängen und Septen, welche den Zellsaftraum normaler Zellen durchsetzen. Es läßt sich erwarten, daß bei denjenigen Zellen, die zu Vakuolenfurchung neigen, sich auch die Plasmazungen am deutlichsten erkennen lassen werden.

BOBILIOFF-PREISSER (1917, 481, Fig. 10) findet in den von Pollenschläuchen ausgestoßenen Protoplasmatropfen hyaline plasmatische Protuberanzen, die den hier beschriebenen Plasmazungen ähnlich zu sein scheinen.

Mit den züngelnden und schlängelnden Plasmaeffigurationen sind vielleicht die noch ungenügend erforschten „Vibrioiden“ gleich zu setzen, die von einer Reihe von Autoren für verschiedene Zellenarten beschrieben worden sind — von SWINGLE (1898) für Saprolegniaceen und Rotalgen, von LAGERHEIM (1899) für *Dictyuchus* und *Ascoidea*; AKERMAN (1915. 16, 24) beschreibt für *Ranunculus lingua* wie für *Hyacinthus orientalis* „vibrioid-ähnliche Bildungen“ plasmatischen Ursprungs, ohne über ihre Entstehung Näheres mitteilen zu können. Ferner wäre an ZIMMERMANN'S Nematoplasten (1893. 215) in diesem Zusammenhange

zu denken (Beobachtungen an *Vicia faba* und *Momordica*) und an WIGANDS „Kristallplastiden“ (1887). Auch der torulösen Fäden, die BERTHOLD in *Taucheria*-Schläuchen fand, wäre hier zu gedenken (1886, 60).

In der neuesten Literatur findet sich eine Reihe von Angaben, die sich möglicherweise ebenfalls auf vergleichbare plasmatische Bildungen beziehen: ich verweise auf LINSBAUERS & ABRANOVICZS (1909) Mitteilungen und namentlich an die von BORESCH (1914) beschriebene „Filarmasse“ in den Blattzellen der Laubmoose (*Funaria*, *Fontinalis* u. a.); BORESCH lokalisiert die von ihm und früheren Autoren beobachteten feinen Fäden auf die „Zellsaftseite der inneren Plasmahaut“; KLEBS (1888, 558) sieht sie in der Vakuole selbst liegen (*Funaria*). Den Plasmazungen der Zwiebelzellen sind diese Bildungen wohl ähnlich; überlegen scheinen sie ihnen freilich durch ihre Widerstandsfähigkeit und Haltbarkeit zu sein. – Eine kritische Prüfung der Chondriosomen-Literatur würde ebenfalls an die Beobachtungen der Plasmazungen und an LÖWSCHINS Anregungen (1913, 1914 a) anzuknüpfen haben. Auch wäre vielleicht die Frage einer Prüfung wert, ob unter den fadenförmigen „halbflüssigen“ Vakuolen wie sie GUILLIERMOND beschreibt (1927), sich Gebilde finden, die den Plasmazungen vergleichbar sind. Die in *Heterodera*-Gallenzellen liegenden Fäden (NĚMEC 1910, 166) werden ihnen durch ihre bündelartige Anordnung ähnlich.

Schließlich darf ich in diesem Zusammenhange noch an einige extrazelluläre Bildungen erinnern, nämlich an die seit vielen Jahrzehnten bekannten „schwingenden Fäden“, die H. HOFFMANN auf Pilzhypen (*Amanita muscaria*) gefunden hat; er vergleicht sie mit Schneckenfühlern und beschreibt ihre Bewegungen und ihren Zerfall (HOFFMANN, H., 1853: 1859, 214). Daß auch an höheren Pflanzen extrazelluläre Gebilde gleicher Art auftreten können, wissen wir seit FR. DARWINS Untersuchungen der Drüsenhaare von *Dipsacus silvestris* (1877); FERD. COHN (1877) hat sie eingehend untersucht: ihm ist ihre Ähnlichkeit mit den Myelinfiguren aufgefallen, während DARWIN sie für protoplasmatisch hielt. COHN neigt zu der Meinung, daß es sich bei ihnen um Quellungsprodukte eines Exkretes handle. Weitere Beiträge zur Kenntnis der schwingenden Fäden bringen CHODAT & ZOLLIKOEFER (1892) und ROSTOCK (1904); nach ZOLLIKOEFER (1892) scheinen sie bei vielen anderen Pflanzen in ähnlicher Ausbildung

aufzutreten. NESTLERS Beobachtungen an *Cypripedium*-Drüsenhaaren bestätigen COHNS Vermutung (1907, 554, Fig. 6).

Daß Gebilde, die in Entwicklungsweise, Gestalt und Verfall so weitgehend übereinstimmen, außerhalb und innerhalb der Zelle sich entwickeln können, verdient Beachtung und wird vielleicht bei der Erklärung der intrazellularen Plasmazungen zu berücksichtigen sein.

Systrophe. — Die Plasmolyse modelliert nicht nur die Form der Protoplasten in dem Sinne, daß die Umrißlinien des Plasmakörpers sich wandeln, sondern hat auch Einfluß auf die formalen Eigenschaften der inneren Plasmaoberfläche.

Eine auffallende Wirkung der plasmolytischen Behandlung der Protoplasten besteht in den Ballungserscheinungen, welche einige Stunden nach dem Abschluß der plasmolytischen Kontraktion des Plasmaleibes sichtbar werden: die Hauptmasse des Protoplasmas samt seinen lebendigen und toten Inhaltskörpern sammelt sich an einer Stelle, so daß ein ansehnlicher rundlicher Klumpen entsteht, der linsen- oder halbkugelförmig in den Zellsaftraum hineinragen kann.

Die Erscheinung (vgl. Fig. 22) tritt in chloroplastenhaltigen Zellen (*Helodea densa*) wie in chlorophyllfreien (*Daucus*, *Allium cepa* usw.) auf — in kernhaltigen Teilstücken plasmolysierter Zellen ebenso wie in kernlosen (KÜSTER 1910c). HÖFLER & WEBER haben die weite Verbreitung der Erscheinung festgestellt (1926).

Wie Chromatophoren nach Behandlung der Zellen mit wasserentziehenden Mitteln sich zu Gruppen oder Klumpen ballen, so verhält sich unter Umständen auch ihr Träger, das Protoplasma selbst. Es mag daher gestattet sein, mit dem von SCHIMPER (1885) eingeführten Ausdruck von einer Systrophe des Protoplasmas wie von der des Chromatophorenapparates zu sprechen. Beide Erscheinungen haben nicht nur formale Züge gemeinsam, sondern stimmen wohl auch physiologisch und ätiologisch in wichtigen Punkten miteinander überein.

Auffallende Phänomene lassen sich an den systrophischen Plasmahäufungen in den mit stark strömendem Inhalte ausgestatteten Blattzellen von *Helodea densa* wahrnehmen. Die Plasmaballen, die gleich linsenförmigen Tropfen der inneren Oberflächenschicht des kontrahierten Protoplasten aufsitzen, zeigen oftmals ein erstaunlich hohes Maß von Beweglichkeit, die hinter der schnellkriechender tierischer Amöben nicht zurückbleibt, wohl auch an

die von NÄGELI (1855) beschriebene Glitschbewegung erinnert: sie wölben sich, spitzen sich zu, züngeln und wogen, buchten sich sattelförmig ein, teilen sich vorübergehend mehr oder minder

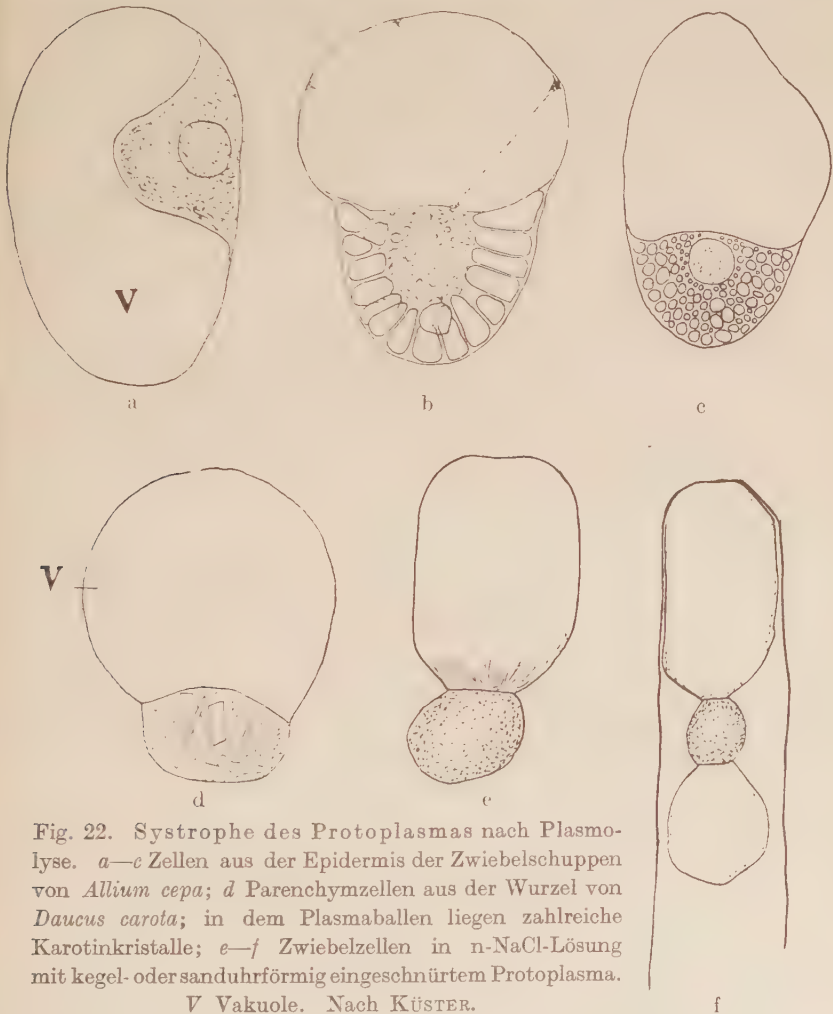


Fig. 22. Systrophe des Protoplasmas nach Plasmolyse. *a—c* Zellen aus der Epidermis der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*; *d* Parenchymzellen aus der Wurzel von *Daucus carota*; in dem Plasmaballen liegen zahlreiche Karotinkristalle; *e—f* Zwiebelzellen in *n*-NaCl-Lösung mit kegel- oder sanduhrförmig eingeschnürtem Protoplasma.

V Vakuole. Nach KÜSTER.

vollkommen, runden sich wieder ab und rücken auf ihrer Unterlage bald hierhin bald dorthin, ohne dabei sonderlich weit von ihrem Platz zu kommen (KÜSTER 1910c, 279).



Durch die Plasmaballung wird der Vakuole eine eingeделte Form aufgenötigt. Dehnt man die Beobachtung systrophisch veränderter Protoplasten hinreichend lange aus, so sieht man die Vakuole sich wieder runden; der Plasmaballen wird von der gespannten Vakuolenkugel bruchsackartig nach außen gedrängt. Ganz ähnliche Formwechslerscheinungen hat DE VRIES (1885, 480) für Zwiebelzellen bereits beschrieben und abgebildet; es verrät weit fortgeschrittene Schädigung des Protoplasmas, wenn es seine Kugelflächenrundung nicht mehr bewahren kann und durch das Abrundungsbestreben der Zellsaftblase aus seiner bisherigen Form gedrängt wird. Es handelt sich bei derartigen Umformungen keineswegs immer um absterbendes Protoplasma; in n-NaCl-Lösungen sieht man Protoplasma und Vakuole sich zuweilen dermaßen runden, daß die den Zellkern bergende Protoplasmanasse sich wie der Kopf eines Spielkegels absetzt oder als kugelhähnliches Mittelstück zwischen zwei Teilvakuolen des sanduhrförmig gestalteten Plasmaleibes liegt (KÜSTER 1924, 995) — vgl. Fig. 22e u. f.

Über die Schichtung, welche der systrophische Plasmaballen zuweilen erkennen läßt (KÜSTER 1924, 1008), wird im zweiten Kapitel zu sprechen sein (vgl. Fig. 32).

Wichtige Beiträge zur Physiologie der Plasmasystrophe brachten ÅKERMAN (1915) und HÖFLER & WEBER (1926, 697) mit dem Nachweis, daß Narkose (2 „ Äther) die Protoplasma-ballung ausbleiben läßt (*Allium cepa*, *Callisia*).

Systrophische Ballungen sind von den Autoren früherer Arbeiten zweifellos schon oft beobachtet worden. Sie sind vielleicht auch der normalen Zytogenese nicht ganz fremd (vgl. z. B. CAMPBELLS Abbildungen des Embryosackes von *Peperomia* — 1899, Taf. 31, Fig. 7—9). Vorzugsweise ist ihnen im Bereich des pathologischen Geschehens und der experimentell herbeigeführten Änderungen der Plasmakonfiguration die Aufmerksamkeit geschenkt worden.

Freilich hat seit BÖHMS Untersuchungen (1856, 510) über die unter dem Einfluß intensiver Besonnung erfolgende Ballung des lebendigen Inhalts der Palisadenzellen von *Sedum*-Arten die Aufmerksamkeit der Beobachter mehr den Häufungen der Chromatophoren als den des Protoplasmas gegolten. Ein Fall der Plasmasystrophe, der mit den hier beschriebenen und abgebildeten durchaus übereinzustimmen scheint, hat WAKKER vorgelegen (1888,

431) der die Raphidenzellen von *Impatiens Sultani* plasmolysierte. Sehr „schöne“ Systrophen zeigen zuweilen die nackten Protoplasmatropfen, die das sich verflüssigende Perikarp vieler Beerenfrüchte nach KÜSTER (1927 b) dem Zellphysiologen als vielseitig verwendbares Material zur Verfügung stellt. Auch die von

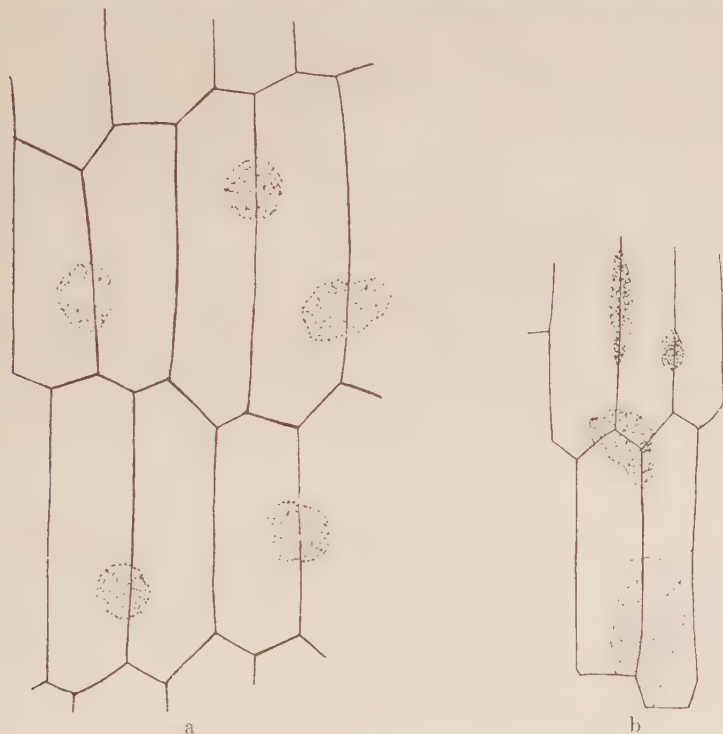


Fig. 23. Systrophische Ballungen in stark belichteten Blättern von *Helodea*. *a* Korrespondierende Anhäufungen des Protoplasmas in benachbarten Zellen; in einer Zelle der oberen Reihe hat das Protoplasma zwei Ballen entstehen lassen; *b* ebensolche Ballungen, die zum Teil auf mehr als zwei Zellen sich erstrecken. Original.

BOBILIOFF-PREISSER (1927, 481) in den aus Pollenschläuchen stammenden isolierten Protoplasmatropfen beobachteten linsenähnlichen Plasmapballungen dürfen hier erwähnt werden.

Erneuter Untersuchung besonders wert scheinen die zellkernreichen Systrophen zu sein, die HABERLANDT (1887, 93, Anm. 1) an verwundeten *Vaucheria*-Schläuchen auftreten sah.

Weiterhin möchte ich hier auf die eigenartigen Ballungen des Zelleninhaltes aufmerksam machen, die an *Helodea*-Blättern beobachtet werden können, und die ich unter dem Einfluß starker Belichtung zustandekommen sah (Fig. 23 u. 24). Besonders eindrucksvoll waren die Bilder, die ich im Höhenklima und im Höhenlichte von Davos (Forschungsanstalt ca. 1500 m Meeres-



a

Fig. 24. Systrophische Ballungen in Form von Querbändern in stark belichteten Blättern von *Helodea*; bei a liefert jede Zelle einen Anteil des Streifens, der je nach Lage der Zelle bald in deren Mitte, bald an einem ihrer Enden liegt; in der Mitte des Präparates sind zwei Zellen an der Bildung eines Streifenanteils beteiligt;

höhe) zu Gesichte bekam. Namentlich in den langgestreckten Zellen der unteren Anteile der Blätter von *Helodea canadensis* sammelt sich nach 2- bis 3- oder mehrstündiger Insolation das Protoplasma samt dem Zellkern und den Chloroplasten oftmals zu den systrophischen, linsenähnlichen Häufungen, die in Fig. 23 a

dargestellt sind: der gesamte Inhalt der Zelle oder wenigstens seine Hauptmasse sammelt sich an einem Punkte, und an derselben Stelle jenseits der trennenden Zellmembran sammelt sich auch der Inhalt der Nachbarzelle, so daß die systrophischen Ballungen

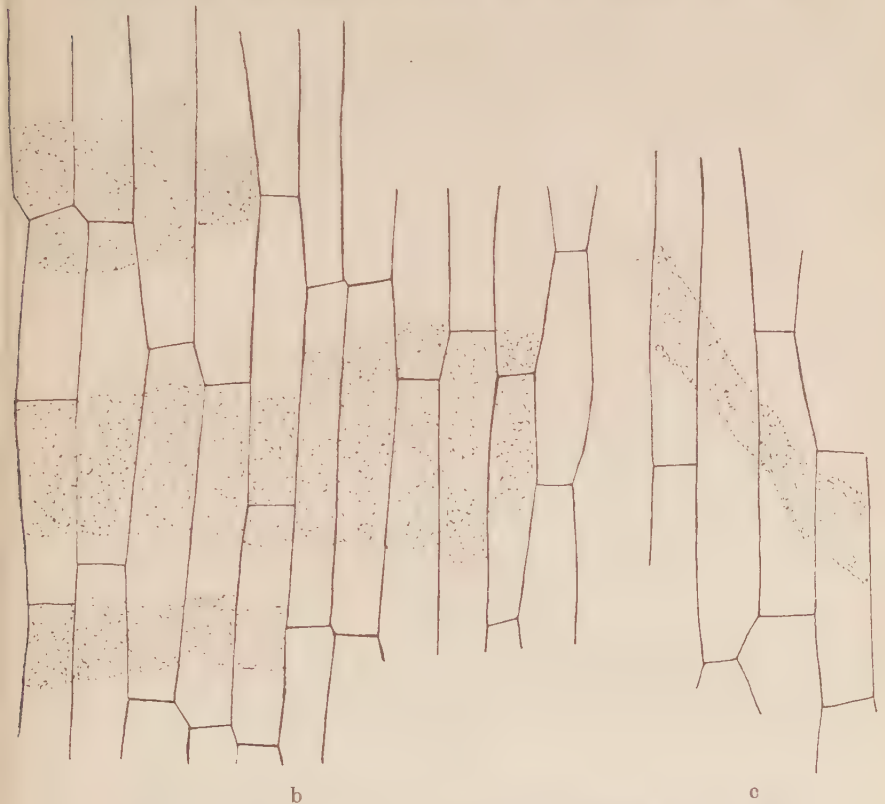


Fig. 24. *b* hier und da nehmen die langgestreckten Zellen an zwei systrophischen Bändern teil; *c* Absinken des systrophischen Streifens in der Nähe der Mittelrippe; der Plasmaballen hat nicht die Gestalt einer querlaufenden Schicht, sondern eines schräg gespannten Bandes. Original.

von je zwei benachbarten Zellen die Gestalt einer Kugel oder einer bikonvexen Linse annehmen. Ebenso wie bei den oben bereits erwähnten Systrophen der *Helodea*-Zellen kann auch hier der Fall eintreten, daß ausnahmsweise der Inhalt einer Zelle sich in zwei Portionen häuft, worüber ebenfalls Fig. 23a Auskunft

gibt. In denjenigen Fällen, über deren Eigentümlichkeiten Fig. 23 b Bericht erstatten soll, sehen wir zwar die Korrespondenz der systrophischen Ballungen ebenfalls in benachbarten Zellen sich wieder auswirken; aber wir bemerken gleichzeitig, daß auch mehr als zwei Zellen einen gemeinschaftlichen großen Plasmaballen zu liefern imstande sind. Besonders häufig sind diejenigen Fälle, in welchen die Beziehungen, welche die Zellen unter sich in der Lagerung ihres Inhaltes zum Ausdruck bringen, zur Bildung von Plasmabändern führen: der protoplasmatische Inhalt langgestreckter schmaler Zellen formt sich zu einem Ballen, der die ganze Breite der Zelle in Anspruch nimmt, so daß an beiden Längsseiten die Systrophe Anschluß an gleichartige Bildungen beider Nachbarzellen findet. So entstehen dunkle Massen, die um so auffallender das Blatt bändern, je schmaler sie sind, und je breiter die leeren Zonen zwischen ihnen ausfallen. Diese Bänder sind immer nur an der Basis der Blätter deutlich entwickelt; die Randzellen nehmen an ihrer Bildung ebensowenig teil, wie die Zellen der Mittelrippen. Besonders lange Zellen können ihren Inhalt zu zwei systrophischen Ballungen sammeln und infolgedessen an zwei Querstreifen des Blattes teilnehmen. Verzweigungen der Bänder wie Fusionen sind nicht selten. An manchen Blättern wirkt die Mittelrippe deformierend auf die Bänder ein, indem diese nach unten auszuweichen scheinen. Über diese Eigentümlichkeiten gibt Fig. 24 a—d Aufschluß. —

Wir kommen noch einmal auf die gestaltenden Wirkungen zurück, die das Abrundungsbestreben der Zellsaftblase zumal für ein Protoplasma haben kann, das in irgendwelchem Sinne bereits geschädigt ist. Starke Kapillarspannung und energisches Abrundungsbestreben der Vakuole vermag auch unabhängig von Plasmolyse und Systrophe die Verteilung des Protoplasmas, zumal in Zellen mit unregelmäßiger, von der Kugelgestalt sich entfernender Form, stark zu beeinflussen. In Palisadenzellen wird unter dem Einfluß der sich rundenden Vakuole die Hauptmasse des Protoplasmas an die Pole gedrängt werden und die bisherige gleichmäßige Verteilung aufgeben, wenn die Spannung der Zellsaftblase steigt, und noch auffälliger wird in geschädigten Schwammparenchymzellen das Protoplasma an die vom Mittelpunkt am weitesten entfernten Zellen verlagert werden. Über diese Wirkungen hat BERTHOLD zuerst Betrachtungen angestellt (1886, 144).



Ähnliches liegt vermutlich auch bei den von KRAUS (1874) studierten Zellen winterlicher Rindenzellen vor: bei Arten, deren Rindenzellen zentral gelagerte Gerbstoffblasen führen, wird der lebendige Inhalt der Zellen an das untere Ende der Zelle gedrängt; fehlen die Gerbstoffballen, so lagern sich die Chorophyllkörner zentral am Zellkern.

Ob auch die aus dem normalen Zellenleben bekannten Verlagerungserscheinungen der Chloroplasten (vgl. z. B. STAHLs bekannte Abbildungen, 1880, Taf. 6, Fig. 3 u. a.) auf gleiche mechanische Ursachen zurückzuführen sind, bleibe dahingestellt.

**Traumatotaxis.** — Fast schon 50 Jahre bekannt sind die Verlagerungen, die das Protoplasma unter dem Einfluß einer Verwundung zeigt. TANGL (1884, 26ff.) beobachtete, daß in den Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa* Proto-



Fig. 25. Traumatotaxis in den Zellen der *Tradescantia*-Haare.  
Nach HABERLANDT.

plasma und Zellkern sich nach Trauma zur Wundstelle hin begeben. Man nennt diese Bewegungserscheinung Traumatotaxis. Man kann sie nicht nur in den der Wunde unmittelbar anliegenden Zellen, sondern auch noch in beträchtlichem Abstände von ihr beobachten.

Wir sind seit TANGL in der Erkenntnis der Erscheinung nicht viel weiter gekommen; im wesentlichen hat sich nur die Zahl der Beispiele gemehrt, an welchen sich Traumatotaxis gut beobachten läßt. Mit einem besonders anschaulichen macht HABERLANDT (1902) bekannt: bei Kultur isolierter *Tradescantia*-Haare auf künstlichen Nährsubstraten sah er Protoplasma und Zellkerne der überlebenden Zellen zu denjenigen Querwänden hin wandern, an welchen jene an tote Zellen grenzen (Fig. 25).

NESTLER (1898, 720) wies die große Verbreitung der Traumatotaxis nach; der Inhalt der Schließzellen läßt nach ihm keine Traumatotaxis erkennen. NĚMEC (1901 a) prüfte die Fortleitung

des Wundreizes an den traumatotaktischen Erscheinungen (vgl. auch NĚMEC 1901b, 107). RITTER (1911) verglich die traumatotaktischen mit den chemotaktischen Bewegungserscheinungen, konnte aber jene nicht ausschließlich durch chemische Reize erklärbar finden. Derselbe Autor sah traumatotaktische Bewegungen auch in plasmolysierten Zellen vor sich gehen. Er führt (1911, 20) für diese die traumatotaktischen Bewegungserscheinungen (*Allium cepa* in  $\text{KNO}_3$  oder Rohrzucker u. a.) auf die reizleitende Wirkung der HECHTSchen Fäden zurück (vgl. auch BOBILIOFF-PREISSER 1917, 267).

Nach HANSTEIN wandert bei *Vaucheria* in bestimmten Stadien der Wundheilung das Protoplasma samt den Chloroplasten von der Wundstelle fort (1880, 50).

Nicht geringe Ähnlichkeit besteht zwischen den traumatotaktischen Verlagerungen des Protoplasmas und denjenigen Plasmaanhäufungen, die für frisch infizierte Wirtszellen parasitisch lebender Pilze beschrieben worden sind; dort, wo der Schmarotzer eindringt, sammeln sich oftmals beträchtliche Mengen von Protoplasma. NĚMEC (1910, 153, 166) machte die Beobachtung, daß in den großen Zellen der *Heterodera*-Gallen eine besonders reichliche Häufung intensiv färbbaren Protoplasmas sich dort sammelt, wo das Mundende des interzellulärlebenden Parasiten der Zelle genähert ist. Vielleicht liegt auch hier eine der Traumatotaxis vergleichbare Wanderung des Protoplasmas vor, falls es sich nicht um eine lokale assimilative Vermehrung des Protoplasmas handelt. — Über die lokale Einwirkung von Eriophyiden-Saugstellen auf das Wirtszellenprotoplasma hat NĚMEC (1925b, 62, 74) berichtet.

Daß unsere Kenntnisse von der Traumatotaxis des Protoplasmas bescheiden geblieben sind, beruht zum Teil wohl darauf, daß gleichzeitig mit ihr in den durch Trauma gereizten Zellen auffallendere und leichter wahrnehmbare Wundreaktionen sich abspielen, die Traumatotaxis der Zellkerne und die der Chromatophoren, welche oftmals die Ansammlungen des Protoplasmas schwer erkennbar machen. Da wir aber keinen Anlaß haben, den Zellkernen und den Chromatophoren die Fähigkeit zuzuschreiben, aktiv zur Wunde hin zu wandern, vielmehr diese wie jene vom Protoplasma getragen und bewegt werden, dürfen wir für wahrscheinlich halten, daß überall da, wo Kern und Chromatophoren

traumatotaktisch bewegt werden, das Protoplasma in traumatotaktischem Sinne sich bewegt und angehäuft hat.

Über die Traumatotaxis der Chloroplasten vgl. SENN, (1908, 217, 221, 338). —

Thermotaxis. — Den Gedanken, daß das Protoplasma nebst den Chlorophyllkörnern in den Zellen winterlich bereifter Blätter einer negativen Thermotaxis folgt, indem es sich am unteren Zellenende sammelt, hat SENN ausgesprochen (1909 [19]).

Kataphoretische Wanderungen. — In den Zellen von Wurzelspitzen gelingt es, durch den elektrischen Strom Protoplasma und namentlich den Zellkern zu verlagern — beide wandern zur positiven Elektrode hin (vgl. z. B. KÜHNE 1864, 99; H. F. A. MEIER 1921, BERSA & WEBER 1922a, WEBER 1924a, 697; dort und bei STERN 1924, 24ff. weitere Literatur).

Wirkungen der Zentrifuge. — Passive Verlagerungen des Protoplasmaleibes erreichen wir durch Behandlung der lebendigen Zelle mit der Zentrifuge.

Wie für den Physiologen, der nach dem relativen spezifischen Gewicht der Zellenbestandteile fragt oder durch die Zentrifugemethode sich über den Viskositätsgrad des Zellinhaltes belehren will, hat dasselbe Verfahren auch für die Pathologie der Zelle und des Protoplasmas große Bedeutung gewonnen (vgl. PFEFFER 1904, 2, 788; ANDREWS 1903: 1915, 1927; MOTTIER 1899; NĚMEC 1910, 142, 412; KÜSTER 1924, 996ff.).

Zunächst beschäftigt uns die anomale Lagerung und Verteilung, die den Bestandteilen des Zellinhaltes durch die Fliehkraft aufgezwungen wird. Das Maß der Verlagerung wird nicht nur von der Stärke der Schleuderkraft, sondern auch durch das spezifische Gewicht der einzelnen Bestandteile und durch die Viskosität des Zellinhaltes und durch seine Adhäsion an dem festen Zellulosegerüst der Zelle bestimmt.

Protoplasma wie Zellkern und Chromatophoren werden im allgemeinen nach dem distalen (zentrifugalen) Teil der Zelle geschleudert — über Ausnahmen vgl. ANDREWS (1903, 35, 37) und ÅKERMAN (1917, 185); freilich wird nicht der ganze Bestand an Protoplasma verlagert; vielmehr bleibt auch am zentripetalen Teil der Zelle selbst bei anhaltender Behandlung stets noch ein sehr zarter Plasmabelag an der Wand haften. A. MEYER (1920, I, 430; E. W. SCHMIDT 1914; WEBER 1921b) schätzt die Dicke dieser Schicht auf  $0,5\ \mu$ . Man hat aus der Kraft, den diese Reste einer

Verlagerung entgegenstellen, auf die Festigkeit Schlüsse gezogen, mit welcher das Protoplasma an die Membran gebunden ist (siehe oben S. 6), und auf die Kraft, mit welcher der Turgordruck der Ablösung entgegenwirkt (PFEFFER 1904, 2. 790).

Bei dem zentrifugalen Transport der Zellbestandteile wird die Konfiguration des Protoplasmas vollständig verändert: Plasmafäden im Zellsaftraume verschwinden, und neue Fäden, welche ihn in der Richtung der Fliehkraft durchziehen, können neu ausgezogen werden (E. W. SCHMIDT 1914).

Viele Zellenarten lassen bei Anwendung mäßig starker Fliehkkräfte keine Verlagerung ihres Inhaltes zustande kommen, d. h. die Viskosität des Zelleninhaltes ist zu hoch, als daß eine Verschiebung möglich wäre. Setzt man die Viskosität durch geeignete Mittel herab (Kaliumnitrat nach TIMMEL 1927, 199), so läßt sich die Verlagerung in erwarteter Weise durchführen; wendet man Mittel an, welche die Viskosität erhöhen (Aluminiumsalzlösungen, Szűcs 1913), so wird die Verlagerung selbst bei Anwendung anscheinlich hoher Kräfte nicht mehr zu erreichen sein.

Im Rahmen unseres Themas beansprucht weiterhin die Plasmabewegung Interesse, durch welche der durch die Schleuderkräfte bewirkte anomale Situs des Protoplasmas beseitigt und der normale wieder hergestellt wird (MOTTIER 1899). An geeigneten Objekten sieht man sehr bald nach der Zentrifugenbehandlung das Protoplasma wieder in seine ursprüngliche Lage zurückgleiten oder -rücken; oftmals erfolgen diese Rückzugsbewegungen so stoßweise, wie es auch bei anderen Bewegungserscheinungen des Protoplasmas entsprechend den stoßweise erfolgenden Änderungen der Oberflächenspannung gesehen wird (vgl. BERTHOLD 1886, 126). KÜSTER (1906) sah an *Listera*, TIMMEL (1927) an *Monarda* die den normalen Situs wieder herstellenden Bewegungen in wenigen Minuten oder noch vor Ablauf einer Stunde sich vollziehen; bei ANDREWS Objekten nahm die Restitution Tage und Wochen in Anspruch; geschleuderte *Cladophora* restituiert sich in 24 Stunden (A. MEYER 1920, 432), *Spirogyra* benötigt mehrere Tage (E. W. SCHMIDT 1914). Bei Licht vollzieht sich nach ANDREWS (1916) die Rückverlagerung wesentlich schneller als im Dunkeln (*Closterium*).

Über die Mechanik der restituierenden Plasmabewegungen ist nicht viel bekannt: E. W. SCHMIDT (1914) nimmt die durch die Fliehkraft ausgezogenen Fäden und ihr kapillares Kontrak-

tionsbestreben zur Erklärung in Anspruch; daneben wird auf die Elastizität der „Spumoide“ (vgl. RHUMBLER 1914) Bezug zu nehmen sein.

In vielen Fällen bleibt die Restitution des ursprünglichen Situs unvollkommen. Den Zellkern zentrifugierter Wurzelhaare (Zea) sah ANDREWS (1915) nicht immer in seine normale Position an die Haarspitze zurückkehren.

Von größtem physiologischen wie pathologischen Interesse sind die Versuche, durch welche es gelang, die anomale Verteilung, welche die Zentrifugenbehandlung bewirkt hatte, gleichsam zu fixieren: das wird in denjenigen Zellen erreicht, die unmittelbar nach Zentrifugenbehandlung eine Teilung erfahren und eine Querwandbildung vollziehen, noch bevor die normale Situs wieder hergestellt werden konnte. WISSELINGH (1909, 133, 141, 145ff. u. a.) hat an *Spirogyra* solche Teilungen mit höchst mannigfaltigen Wirkungen auf die Verteilung der lebendigen Zellenbestandteile sich vollziehen lassen und sah plasmaarme, kernlose, chloroplastenfreie und chloroplastenarme Tochterzellen neben anomal reich ausgestatteten entstehen.

Daß sich während der Restitution allerhand anomale Bewegungserscheinungen an dem zentrifugierten Protoplasmaleibe abspielen können, daß seltsam geformte Pseudopodien und züngelnde Fäden, die den oben beschriebenen Plasmazungen vielleicht verwandt sind, die dem Zellsaft zugewandte Oberfläche des Protoplasmas vorübergehend ausstatten, hat E. W. SCHMIDT (1914) für *Spirogyra* beschrieben. —

Eine weitere Frage betrifft die schädigende Wirkung der Zentrifugalbehandlung.

Die Erwartung, daß die gewaltsame Verlagerung der Zellbestandteile die Zelle schädigt, läßt sich auch für diejenigen Zellen bestätigen, welche der Zentrifugenversuch nicht nur am Leben gelassen hat, sondern auch noch zu deutlichem Fortschreiten ihrer Entwicklung gelangen läßt.

Zellen, die während des Teilungsschrittes zentrifugiert worden sind, können, wie wir bereits hörten, nach der Behandlung ihre Teilung fortsetzen und beenden; die Restitution des normalen Situs bleibt aber unvollkommen, so daß selbst noch die Lage der neuen Querwand anomal werden kann (MOTTIER 1899). WISSELINGH berichtet über *Spirogyra*-Zellen, die sich nach der



Zentrifugenbehandlung zwar noch teilen, aber dabei kränkeln und schließlich zugrunde gehen.

Nach MOTTIER (1899) sind die Charazeen gegen Zentrifugenbehandlung empfindlich — sie vertragen keine Lockerung ihres Chloroplastenbelages. LINSBAUER (1929, 597) fand allerdings, daß die Internodialzellen der *Chara foetida* kräftige Schleuderung vertragen und dabei ihren Plasmahalt in viele kleine Tropfen zerspritzen lassen, wie es oben bereits zu erwähnen war (S. 56, Fig. 16a); die Strömung wird sistiert, aber später wieder aufgenommen; waren die Zellen aber verletzt, oder war ihre Strömung durch irgendeine andere mechanische Einwirkung schon vor der Schleuderbehandlung zum Stillstand gebracht worden, so gehen die *Chara*-Zellen beim Schleudern zugrunde. Durch Ligaturen konnte LINSBAUER (1929, 604) die plasmareichen von den plasmaarmen Zellenabschnitten trennen. Sie ließen sich nicht am Leben erhalten. Ob es die übergroße Plasmafülle oder die Verarmung der Zellenstücke an lebendiger Substanz war, die sie sterben ließ, oder ob die Erschütterung und Deformation des Plasmas die Schuld tragen, bleibt fraglich. A. MEYERS Versuche an *Cladophora* (1920, 432) lassen eine genaue Prüfung der Beziehungen des geschleuderten Protoplasmas zur Membran wünschenswert erscheinen: A. MEYER sah bei Plasmolyse am distalen inhaltsreichen Ende das Plasma sich nur von der Querwand ablösen und keine Kontraktion in der Querrichtung erfahren, während am anderen Ende es sich verkürzt und gleichzeitig verschmälert. —

LUNDEGÅRDH (1911—1912, 110) wirft die Frage auf, ob vielleicht die Leistungen, die der Protoplast bei Rückverlagerung seiner lebendigen Masse vollzieht, anomale Erscheinungen (anomale Permeabilität u. a.) veranlassen können. —

Anomale Wachstums- und Gestaltungsleistungen sind an zentrifugierten Zellen schon wiederholt beobachtet worden. WISSELINGH (1909) fand in seinem zentrifugierten *Spirogyra*-Material abnorm lange, abnorm gestaltete Zellen, andere, die mit überzähligen Querwänden ausgestattet waren u. a. m. PRÄR zentrifugierte *Hydrodictyon*-Netze und sah die Zellen an ihrem plasmareich gewordenen Pole keulenähnlich in die Dicke wachsen. Wenn man den Inhalt der *Cladophora*-Zellen an ihren basalen Pol schleudert, kann man nach ČAJA am apikalen Ende rhizoidähnliche Gebilde entstehen sehen, wie sie an den basalen Polen erzeugt zu werden pflegen (1928).

## 5. Plasmoptyse und verwandte Erscheinungen

Unter Plasmoptyse versteht man seit A. FISCHER (1906) das „Ausspeien“ von Protoplasma aus umhüteten Zellen, wenn der Druck, den der Zellinhalt auf die Membran ausübt, nach irgendwelchen Eingriffen und nach Wasseraufnahme und osmotischer Schwellung so hoch gestiegen ist, daß die starkgedehnte und gespannte Membran ihm keinen Widerstand mehr leisten kann: die Membran zerreißt, und ein Teil des Zellinhaltes fliegt mit explosiver Gewalt durch die Membranwunde heraus; der Rest bleibt im Zellolumen.

Die Plasmoptyse, die der Sprengung der Zellmembran folgt, nimmt oftmals einen periodischen Verlauf, indem kurzen Ruhepausen immer wieder neue Eruptionen folgen — von stoßweise verlaufenden Deformationsprozessen haben wir schon S. 82 bei Schilderung des Verhaltens zentrifugierter Protoplasten zu sprechen gehabt.

Zuweilen nimmt das tote stark gekörnte Protoplasma, das aus der Zelle geschleudert wird, dieselben Formen an, wie ein aus der Tube gequetschter Farbenbrei oder „eine aus einer Schlotöffnung ausgetretene Rauchgarbe“ (LOPRIORE 1895, 595); in anderen Fällen sieht man — selbst im Dunkelfeldlichte — nur isolierte Granula vor der Zellenwunde ausgestreut (RAICHEL 1928).

Die mechanische Leistung, die bei einer Plasmoptyse von der Zelle ausgeht, läßt sich nach dem Rückstoß beurteilen, der zuweilen die ejakulierende Zelle weit verlagert (LOPRIORE 1895, 595; KÜSTER 1928 u. a.; vgl. auch STIEHR 1903); zuweilen zeichnet das austretende Protoplasma als bogiger Streifen die Bahn der Rückstoßbewegung auf.

Die Gewalt, mit der das Plasma zu einem engen Ventil herausbefördert wird, bedeutet für das Ejakulat eine brutale Störung seiner „Struktur“; dazu kommt noch die Wirkung des Außenmediums, in das die hüllenlosen Plasmamassen geraten.

Die gewaltsame Zerreißung des Protoplasten spielt daher in dem Zusammenhang, in den wir sie hier stellen, insofern eine besondere Rolle, als bei ihr zumeist nur ein Anteil des Protoplasmas die Teilung überlebt, falls nicht das gesamte Plasmamaterial bei der Explosion zugrunde geht — der im Zellolumen verbleibende Rest ebenso wie der ausgeschleuderte Anteil.

Daß die Ejakulate am Leben bleiben, ist ein seltener Fall. PALLA (1890, 318ff.) hat für die Pollenschläuche vieler Arten

zeigen können, daß ihr Protoplasmaauswurf am Leben bleibt, sich neu umhüllen und vielleicht auch noch wachsen kann. A. FISCHERS Angabe, daß auch der ejakulierte Teil des Protoplasmas einer Bakterienzelle fortleben und sich umhüllen kann, klingt wenig wahrscheinlich und erklärt sich wohl durch eine Verwechslung der Plasmoptyse mit der an Bakterien nach osmotischen Störungen auftretenden Zellaufblähungen und der Bildung umhüteter Kugeln (vgl. namentlich RAICHEL 1928).

Unter allen Umständen bedeutet der Eintritt der Plasmoptyse ein jähes Absinken der Membranspannung (Messungen der Zellwandverkürzung bei KÜSTER, 1928) und des auf den Restbestand des Protoplasmas wirkenden hydrostatischen Druckes. In vielen Fällen geht daher auch der in den Zellen verbleibende Anteil zugrunde; in anderen bleibt er (vgl. besonders STIEHR, 1903, Beobachtungen an Wurzelhaaren, und KÜSTER 1928; 1924, 1024, Beobachtungen an Pollenschläuchen) erhalten; KNIEP (1907, 655) macht darauf aufmerksam, daß bei Behandlung befruchteter *Fucus*-Eier mit hypotonischen Medien die Plasmoptyse im allgemeinen den Tod herbeiführt, und macht die Dichtigkeitsänderung des Zellinhaltes dafür mitverantwortlich: der Plasma-rest verteilt sich nach der Ejakulation auf den ganzen verfügbaren Zellenraum. In vielen anderen Fällen kommt freilich solche Dichtigkeitsänderung nicht schwerwiegend in Betracht, da sich die plasmaspeisenden Zellen durch Koagulationspfropfe schließen, und ihr Inhalt sich nicht auf anomal große Räume verteilt (Pollenschläuche u. a.).

Plasmoptyse tritt an Zellen aller Größenordnungen auf — an den großen Siphoncen (PFEFFER 1903, 138) und Phykomyzetenhyphen, wie an den Bakterien — ja gerade beim Studium der letzteren wurde A. FISCHER auf das Phänomen der Plasmoptyse hingewiesen (Literatur bei RAICHEL, 1928). Allen Algologen wohl bekannt ist die Plasmoptyse, die an den Riesenzellen der *Bornetia* sichtbar und hörbar wird, wenn man sie aus ihrem natürlichen Medium, dem Meerwasser, in süßes Wasser überträgt. An Blaualgen (*Nostoc*) beobachtete BRAND (1903, 306) Plasmoptyse nach Behandlung mit Glycerin, — an Grünalgen derselbe Autor und andere (s. u.). LOPRIORE (1895), REINHARDT (1892, 545), SCHRÖTER (1905, 22, Fig. 8) und viele andere Autoren haben dieselbe Erscheinungen für Pilzhyphe beschrieben, und DEMETER erkannte die Erscheinung der „Sporangiolenmykorrhiza“ als ein

Plasmoptysephänomen (1923). Bei der Beschäftigung mit Pollenkörnern und Pollenschläuchen begegnet man überall den Erscheinungen der Plasmoptyse (VAN TIEGHEM 1869; CORRENS 1889; JOST 1905; LOPRIORE 1895, 1905; LIDFORSS 1896; BOBILIOFF-PREISSER 1917; LLOYD 1918; BRINK 1924 usw.). Die Bedeutung des Spitzenwachstums einer Zelle für ihre Neigung zur Plasmoptyse wird durch die Wiederkehr derselben Erscheinung an Wurzelhaaren dargetan (SOKOLOWA 1898; REINHARDT 1899, 436; COUPIN 1909; SCHAEDE 1923; BRINLEY 1928; STRUGGER 1928, 157 u. v. a.).

Fast immer platzt die Zelle an der Spitze; nach STIEHR (1903) liegt bei Wurzelhaaren die Rupturstelle kaum jemals weiter von der Spitze entfernt, als einen Wurzelhaardurchmesser. An den von LOPRIORE (1895, 596) beobachteten Pollenschläuchen liegt die Reißstelle an der Seite der Scheitelwölbung. Selten werden größere Abstände der Wunde von der wachsenden Spitze gemessen (schnellwachsende Pollenschläuche von *Tradescantia* — KÜSTER 1928, 200). SEIDEL konnte beim Übertragen der Wurzeln in schwächer konzentrierte Lösungen unmittelbar beobachten, daß die Membran an der äußersten Spitze sich dehnt, immer dünner wird und schließlich reißt (1924, 512).

Zellen von eigenartigem Membranbau wie die Diatomeen zeigen auch Plasmoptyse-Erscheinungen besonderer Art. CHOLNOKY (1928, 488) konnte für *Gyrosigma*- und *Amphora*-Arten nachweisen, daß an ihren Zellen beim Aufenthalt in hypotonischen Medien ansehnlich große Protoplasmamengen zum Raphe-Spalt heraustreten — samt Öltropfen und Chromatophorenstücken. Oftmals bleiben die ausgespienen Plasmaballen noch länger am Leben als die im Lumen verbliebene Hauptmasse des Zellenleibes.

Die kausale Erklärung der Plasmoptyse gehört keineswegs schon zu den befriedigend gelösten Fragen der Zellenpathologie. Nicht alle Fälle der Plasmoptyse lassen sich allein durch Wasseraufnahme aus hypotonischen Medien erklären. PFEFFER (1904, 2, 138) versuchte, das Platzen von Pollenschläuchen auf eine Änderung im osmotischen Werte des Zelleninhaltes (fortgesetzte Produktion osmotisch wirksamer Substanz bei Hemmung des Wachstums) zurückzuführen; doch befriedigt seine Hilfsannahme nicht für alle Fälle, zumal da schon STIEHR (1903, 48) feststellen konnte, daß Wurzelhaare nur so lange plasmolytisch platzen, als sie noch wachsen. Offenbar spielen andere Faktoren als osmotische Wasseraufnahme aus einem hypotonischen Medium eine sehr

große Rolle; bereits PANTANELLI (1905) hat bei einer Analyse des Plasmoptysevorganges einen „Scoppio anosmotico“ neben der physikalisch bereits verständlichen osmotischen Explosion in Erwägung gezogen.

Ansehnlich groß ist bereits die Zahl der Beobachtungen, welche den Einfluß der H-Ionenkonzentration dartun. ZACHARIAS (1891, 475 Anm.), KLEMM (1895, 660, 662), STIEHR (1903), in neuester Zeit namentlich LLOYD (1918), ULÉHLA & MORAVEK (1923), DEMETER (1923) und STRÜGGER (1928) haben dieselbe Abhängigkeit für Pollenschläuche und Wurzelhaare nachgewiesen: BRAND (1908 b, 126) und LAPICQUE (1921) erwähnen sie für Algen (*Cladophora*). STRÜGGER zeigte, daß die Plasmoptysen der Wurzelhaare von *Hordeum* vorzugsweise in denjenigen Ph-Bereichen zu erwarten sind, in welchen die Ausflockung des Protoplasmas am geringsten bleibt. LOPRIORE (1895, z. B. 594, 622) brachte Pollenschläuche und Pilzhyphe im Kohlensäurestrom zum Platzen.

SCHAEDE (1923) beobachtete Wurzelhaarplasmoptysen bei Vitalfärbungsversuchen selbst nach Anwendung der für ungiftig geltenden basischen Stoffe wie Methylenblau und Neutralrot.

Mit vielen Einzelheiten hat für Wurzelhaare STIEHR (1903, 53, 77 u. a.) den Vorgang der Plasmoptyse beschrieben. Er stellte fest, daß die Wunde der Zellhaut im allgemeinen kaum wahrnehmbar fein ist, bei Rohrzuckerplasmoptyse an ansehnlich langen Haaren erheblich weit wird; das Durchschlüpfen des Zellkernes, der zuweilen durch die Wunde dem Protoplasma folgt, nimmt 2 bis 3 Sekunden in Anspruch. A. FISCHERS Annahme, daß geißeltragende Bakterien ihren Inhalt auch ohne Verletzung der Membran hervortreiben können (1900), halte ich nicht für wahrscheinlich, zumal auch begeißelte Individuen in Abstand von der Geißelinsertionsstelle ihr Plasma gewaltsam von sich geben können (RAICHEL 1928; vgl. auch BRANDS Mutmaßung über die Pori der Cyanophyceenzelle, 1903, 308).

Bei CORRENS (1889), LIDFORSS (1896), SANDSTEN (1909), WALDERDORFF (1924) u. v. a. finden sich zahlreiche weitere Beiträge zur Kenntnis der Pollenkorn- und Pollenschlauchplasmoptyse: unreife Körner platzen leichter als reife (LIDFORSS 1896, 5), Zusatz von Diastase beschleunigt den Vorgang (TISCHLER 1917, 444); WALDERDORFF sieht Pollenschläuche bei schwachen und starken Konzentrationen platzen, in der Mitte liegt nach ihr ein Optimum, bei dem die Zellen erhalten bleiben.



Beachtung verdient PALLAS Mitteilung (1890, 317), daß bei Pollenschläuchen oftmals schon eine geringe Erschütterung der Präparate ausreicht, um Plasmoptyse herbeizuführen (vgl. auch LOPRIORE 1895, 594).

Wie bei der Plasmolyse (s. oben S. 24) muß auch hier auf die Erscheinungen der negativen Osmose und ihre Abhängigkeit vom Ph-Wert der die Zellen umgebenden Medien erinnert werden; sie sind vielleicht imstande, die anosmotische Form der Plasmoptyse zu klären (vgl. auch DEMETER 1923, 418).

Ob ULÉHLAS Beobachtungen (1926) über die „Quellungsplasmoptyse“ der Zellwand von *Bornetia* in diesem Zusammenhang zu stellen sind, muß fraglich bleiben.

Einen Versuch, die Pollenschlauchplasmoptyse als zweckmäßige Erscheinung zu deuten hat LIDFORSS gewagt.

Sehr bemerkenswert ist das Platzen der auf das Gynaeceum fremder Rassen geratenen Pollenschläuche (*Datura*, BUCHHOLZ & BLAKESLEE 1927).

In der normalen Zytogenese bedeutet Platzen einer Zelle oftmals den Tod ihres Inhalts (Sporangienträger des *Pilobolus* — PRINGSHEIM & CZURDA 1927; Klebstoffhaare der Kukurbitazeen — ZIMMERMANN 1922, 117 u. a.).

Wenn wir bei anderen Zellenformen die Plasmoptyse stets unschädlich verlaufen sehen — z. B. bei der normalen Eröffnung und Entleerung der Pollenschläuche und vieler anderer im Fortpflanzungsdienst stehender Zellenarten — so darf erwogen werden, ob dieser ungefährliche Verlauf vielleicht durch vorangehende zytatische Wirkungen auf die Zellwand vorbereitet und gewährleistet wird. —

Um ein „Ausspeien“ des Protoplasmas herbeizuführen, bedarf es übrigens nicht einer auf irgendwelche Weise erreichten Erhöhung des Innendrucks: zerstört man die Kontinuität der Zellmembran, so bewirkt bereits der normale Turgordruck der verletzten Zelle eine Ejakulation von Protoplasma.

Eingehend haben neuerdings namentlich NICHOLS (1922) und LINDBAUER (1929) solche Vorgänge für die Charazeen geschildert. Bringt man den Internodialzellen eine kleine Wunde bei, so werden nach LINDBAUER (1929, 578) die im Zellsaft oder im strömenden Protoplasma suspendierten Teilchen herausgespritzt. „Ist die Öffnung entsprechend klein, so kann die Bewegung in der ganzen übrigen Zelle ganz normal vor sich gehen; in der

Nähe der Wunde aber werden die Teilchen mit Gewalt aus ihrer Bahn gerissen und stürzen sich durch die Öffnung ins umgebende Wasser. Immer mehr Teilchen bleiben indessen in der Öffnung stecken und verengern diese mehr und mehr . . . Immer wieder aber wird der Pfropf zunächst durchrissen, neuerlich treten Teilchen in die Bresche, die sichtlich mit einer gewissen Gewalt in die noch vorhandenen Zwischenräume hineingepfercht werden.“ In allen Einzelheiten, auch hinsichtlich der periodischen Wiederholung der Ptyse entspricht diese Schilderung dem, was nach Membranexplosion eintritt.

Einen ruhigeren, geordneten Verlauf nimmt der Austritt des Protoplasmas aus querdurchgeschnittenen *Chara*-Zellen: LINSBAUER (1929, 574ff., dort Hinweise auf die ältere Literatur; vgl. auch



Fig. 26. Austritt von Protoplasma aus angeschnittenen Internodialzellen von *Chara foetida*. Verschmelzung der Blasen. — Nach LINSBAUER.

STÜBEL 1908, NICHOLS 1922, STRUGGER 1929, JOST 1929) konnte das strömende Plasma der Zellen entsprechend den beiden gegenläufigen Protoplasmaströmen in Form von zwei Blasen an der Schnittfläche austreten sehen, die miteinander zusammenfließen (Fig. 26).

Ähnliche Beobachtungen über das aus verwundeten Zellen austretende Protoplasma sind an Schlauchalgen und an Pilzhypen gesammelt worden — über die letzteren vgl. z. B. GÖTZE (1918, 366, 379 — *Phycomyces*, *Saprolegnia*). —

Die Annahme, daß die sehr schnell vollzogene Passage des Protoplasmas durch ein oft außerordentlich enges Stoma dem Leben des abgegebenen Zellinhaltes gefährlich wird, wird durch die Beobachtung gestützt, daß die von lebendigen Zellen abgegebenen plasmatischen Bestandteile selbst dann oft zerstört werden, wenn sie — ohne mit fremden Medien auch nur in vorübergehende

Berührung zu kommen — von einer Zelle in die Nachbarzelle geraten. Durch starken mechanischen Druck lassen sich an vielen Objekten solche Verlagerungen bewirken. MIEHE (1901, 115ff.) fand, daß bei *Allium*-Arten, bei *Iris*, *Asparagus*, *Tradescantia* u. a. beim Abziehen der Epidermen eine nicht geringe Zahl von Zellkernen in die Nachbarzellen gepreßt wird, so daß hier und da kernlose und mehrkernige Zellen entstehen. Auf die Frage, was aus diesen und jenen im weiteren Verlauf der Dinge wird, geben die MIEHESchen Epidermispräparate keine Antwort, da es bisher nicht gelungen zu sein scheint, das Leben der doppelkernig gewordenen Zellen über die Operation hinaus zu retten. Künftigen Versuchen wird sicherlich auch das gelingen.

NĚMEC (1910, 234ff.) schildert seine Beobachtungen an verwundeten Wurzeln (*Pisum* u. a.) und macht es wahrscheinlich, daß bei der Verwundung große oder kleine Risse in den Membranen entstehen, und die Zellkerne durch diese aus ihren Zellen in die Nachbarlumina gelangen können. Sie sterben nach NĚMEC in diesen nicht ab, sondern können sich mit den eingesessenen Kernen der von ihnen besiedelten Zellen vereinigen. Der genannte Forscher glaubt auch einen Fall erweisen zu können, in welchem der plasmatische Rest einer Zelle vergeht, der zum Nachbarn ausgewanderte oder hinübergequetschte Zellkern aber erhalten bleibt (1910, 236, Fig. 107). Wir dürfen auf diese oder ähnliche Beobachtungen nicht näher eingehen, da sie zur Kenntnis des Protoplasmas zunächst nichts beitragen, und da die Aufmerksamkeit der Autoren vorzugsweise den Zellkernen gegolten hat. Als sicher darf aber angenommen werden, daß nicht nackte, sondern von Plasma bekleidete Kerne den Weg in die Nachbarzelle finden. Wenn ANDREWS (1915) annimmt, daß bei *Tradescantia*-Haaren sich Zellkerne durch Zentrifugenbehandlung in die Nachbarzelle jagen lassen, so wird dieselbe Möglichkeit auch für Protoplasmaverlagerungen zu erwägen sein — wie es auch gelungen ist, Raphiden in derselben Weise zu translozieren (*Agave* — nach ANDREWS 1915, 251). SCHWEIDLER (1905, 276) beschreibt, daß aus den subepidermalen Zellen der *Moricandia arvensis* auch Zellsaftanteile in die Epidermiszellen hinüberfließen.

Gewaltsam ausgepreßtes Protoplasma in Nachbarzellen oder anderen arteigenen Zellen am Leben zu erhalten, ist übrigens an besonders widerstandsfähigen Objekten bereits wiederholt

gelingen. GÖTZE (1918) preßte das Protoplasma unreifer *Phycomyces*-Sporangien in Columella und Fruchthyphe hinein und sah es in diesen zur Sporenbildung schreiten — und BURGEFF (1915) gewann seine Mixochimären, indem er das Plasma einer Fruchthyphe in eine solche entgegengesetzten Vorzeichens gewaltsam entleerte. —

Plasmoptyse setzt ein festes, aber zerstörbares Widerlager voraus, das der Turgordruck des lebendigen Zellinhaltes unter starke Zugspannungen zu bringen vermag. In erster Linie kommt als solches Widerlager die Zellmembran in Betracht: dieselbe Rolle kann aber auch von anderen festen Lamellen übernommen werden.

Wir werden später in Kapitel II von den Erstarrungsschichten zu sprechen haben, die sich auf der Oberfläche plasmolytisch kontrahierter Plasmamassen bilden können, und werden hören, daß diese Erstarrungslamellen zerreißen, wenn der lebendige Inhalt sie mit allzu starkem hydrostatischen Druck in Anspruch nimmt. Wie bei intakten Zellen die Zellulosemembran, so reißt hier die Erstarrungslamelle des Protoplasmas.

Die Plasmoptyse geht in solchen Fällen ruhiger, d. h. mit geringerer Explosionskraft vor sich, als wenn es sich um die Zerstörung einer zähen, straffgespannten Zellulosewand handelt. Auch ist die zerstörende Wirkung des Vorganges für das Ejakulat keineswegs so groß wie bei den oben geschilderten Fällen, — offenbar deswegen, weil die plasmatische Erstarrungslamelle bei weitem nicht so fest und widerstandsfähig ist, wie eine Zellulosewand, und ihrer Ruptur daher keine so starke Spannung vorausgeht wie der einer solchen. Wir werden später über diese Dinge eingehend berichten.

## 6. Lokale Nekrose

Totes Protoplasma gibt den mit dem Formwechsel des Zellinhaltes beschäftigten Pathologen reichhaltigen Stoff zu wichtigen Beobachtungen, wenn das Plasma beim Absterben seine bisherige Form verliert, oder das tote die des überlebenden zu verändern vermag

Von den Eigenschaften des toten oder des absterbenden Protoplasten und über seine Formveränderungen einiges mitzuteilen, möge dem zweiten Kapitel vorbehalten bleiben. An dieser Stelle soll namentlich von denjenigen Fällen die Rede sein, in welchen

nur ein Teil des Protoplasmaleibes einer Zelle dem Tode verfällt, ein anderer am Leben bleibt.

Von solchen Fällen war freilich schon früher die Rede. Wir hörten, daß bei der Plasmolyse kleine Anteile des Protoplasmaleibes zugrunde gehen — namentlich der feine Netzbelag, der an der Innenseite der Membran hängen bleibt, — ferner die HECHTSchen Fäden und die zahlreichen Protoplasmatröpfchen, die an der Wand zurückgeblieben waren. Ja wir hörten, daß sogar der größte Teil des Protoplasten zugrunde geht, und nur noch die den Zellsaftraum umhüllende Schicht erhalten bleiben kann (Plasmoschise). In solchen Fällen und in vielen anderen (vgl. KÜSTER 1924, 1030ff.) sehen wir bestimmte Anteile des Zellkörpers irgendwelchen Angriffen unterliegen, andere weniger empfindliche überleben — derart, daß die Scheidung von Totem und Lebendigem einem Unterschied der Zellenanteile entspricht, der auch schon vor dem schädlichen oder tötlichen Angriff bestand („selektive Tötung“).

Wenn in einer Zelle der Untergang nur deswegen einzelne Teile der lebendigen Masse trifft, weil der schädliche Angriff nur einzelne Teile traf, so sprechen wir von „lokaler Tötung“ oder „lokaler Nekrose“ (KÜSTER 1924, 1030).

Im normalen Ablauf der Zytogenese ist selektive Nekrose nicht eben selten — namentlich aus der Entwicklung der Fortpflanzungszellen ließen sich viele Beispiele für sie erbringen (Tod des Epiplasmas im Askus, der plasmatischen Anteile im Antheridium, die „Leichenreste“ der Zoosporangien usw.).

Daß zellenfremdes Protoplasma nach physiologischem Import zugrunde geht, lehren die Mitteilungen von ERNST & BERNARD über *Burmannia Championii* (1912, 177): an der Oberfläche des Keimkernes finden sich zuweilen nekrotische Plasmakörper, deren Substanz von Synergiden oder von Pollenschlauchplasma oder aus anderen fremden Zellen stammen dürfte und in die Eizelle verschleppt worden ist.

Von lokaler Nekrose und physiologischem Tode bestimmter Zellenanteile darf man in der Lehre von der normalen Zelle gegenüber den in den Spitzen der Haare vieler Pflanzen beginnenden Absterbeerscheinungen sprechen, die den Kappenbildungen vorausgehen.

Lokale Nekrose pathologischer Art läßt sich durch Eingriffe verschiedener Art im Experiment hervorrufen.



Lokale Belichtung haben von PRINGSHEIM (1879 bis 1881, 333), der seine Objekte mit Sonnenlicht bestrahlte, bis zu TSCHACHOTIN (1917), der ein dünnes Strahlenbündel ultraviolett Lichtes auf die Zellen lenkte, viele Autoren zellphysiologischen

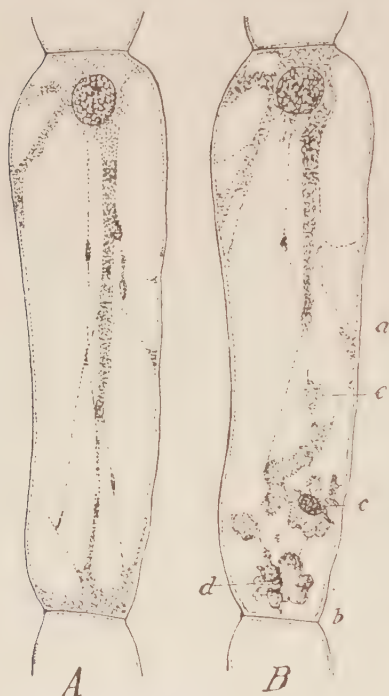


Fig. 27. Lokale Schädigung eines Protoplasten durch elektrische Reizung; Haarzelle von *Tradescantia*. A Plasmakonfiguration der normalen Zelle; B dieselbe nach tropfigem Zerfall der Plasmastränge in dem gereizten Teil der Zelle. — Nach KÜHNE.

Aufgaben dienstbar gemacht. Lokale Brandwunden lassen sich durch lokale Erhitzung, z. B. den Brennhaaren von *Urtica* mit einer heißen Platindrahtschlinge unschwer beibringen (KÜSTER 1924, 1031). Lokale Schädigungen durch elektrische Schläge hat zuerst KÜHNE ausgeführt (1864): bei Verwendung sehr spitzer Elektroden läßt sich die Wirkung des elektrischen Stromes auf engumgrenzte, vom Beobachter gewählte Teile des Protoplasten beschränken (vgl. Fig. 27); durch Induktionsströme gelangtes (KLEMM 1895, 650, 654), den Inhalt der Zellen zu zerschmettern, so daß tote und lebende Stücke das Lumen füllen (s. o. Fig. 12). Lokale chemische Behandlung großer Zellen haben zuerst NOLL (1887, 126, 127), zuletzt noch OSTERHOUT & HARRIS (1928) durchgeführt: NOLL konnte die derbwandigen Zellen der *Caulerpa* mit einem Kristallsplitter von hyper-

mangansaurem Kalium anätzen, nach Spülung mit schwach essigsaurem Wasser blieb die Schädigung eng lokalisiert; gewisse Giftstoffe dringen in die Zellen von Fadenalgen (*Spirogyra*, *Cladophora*) vorzugsweise von den Außenwänden her ein, so daß die an diesen liegenden Plasmaanteile am frühesten und am stärksten gefährdet werden (TRAUBE-MENGARINI & SCALA 1909). OSTERHOUT & HARRIS

fürhten an *Nitella*-Zellen lokale Vergiftung mit Chloroform aus. Ohne Zutun des Experimentators und ohne erkennbare Ursache sieht man schließlich große oder kleine Plasmaanteile in Plasmoiden, seltener auch im Inhalt von Dermatoplasten zugrunde gehen.

Vor allem erfolgreich waren stets die Bemühungen, durch grobe mechanische Angriffe und durch Verwundung den Protoplasten lokal zu schädigen.

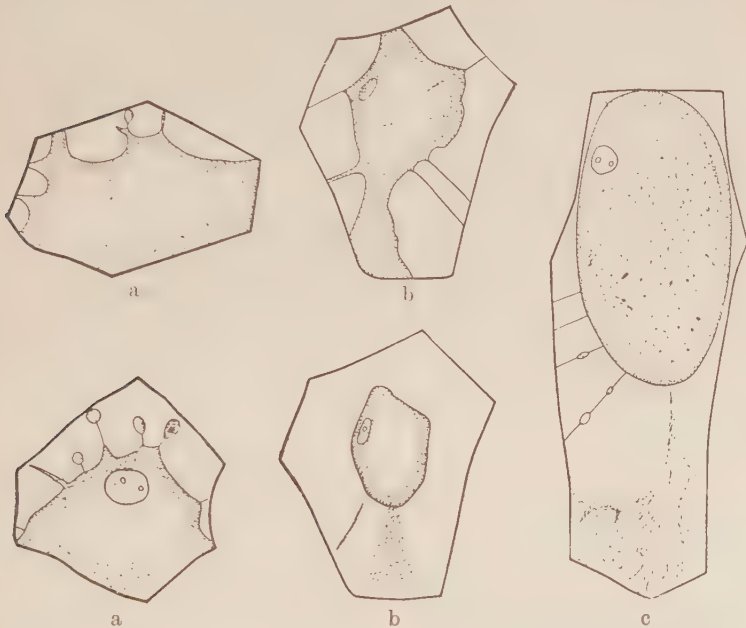


Fig. 28. Unvollkommene Plasmolysen nach traumatischer Schädigung der Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von *Allium cepa*. a, a die Protoplasten haben sich nur an der dem Trauma abgewandten Seite von der Membran abgelöst; b, b und c der Protoplast bleibt mit den wundseitigen Teilen der Membran durch einen schleierartigen absterbenden Plasmarest verbunden. — Nach KÜSTER.

Werden durch mechanische Eingriffe die Zellen der Zwiebel-epidermen von *Allium cepa* lokal geschädigt, so machen sich nach Zusatz normaler Kalisalpeterlösung oder anderer geeigneter Mittel sehr eigenartige Plasmolyseformen bemerkbar: der Protoplast trennt sich von seiner Membran nur auf der dem Trauma abgewandten Seite; an den wundseitig gelegenen Strecken der

Membran bleibt er mit ihr verbunden. „Halbe Plasmolysen“ solcher Art sind in Fig. 28aa dargestellt.

Bei schwächerer traumatischer Schädigung kontrahiert sich der Protoplast zu den typischen Formen: der segel- oder schleier-ähnliche Plasmarest, mit dem er an der wundseitigen Wand hängen bleiben kann, grenzt sich zusehends von dem ungeschädigten geballten Teile ab und zerfällt (Fig. 28bbc).

Auch bei schwerer Verstümmelung der Zellen sehen wir, daß der vom Trauma besonders stark getroffene Teil preisgegeben wird, das übrige zunächst noch erhalten bleibt. Epidermiszellen desselben Objektes, die durch Querschnitte verstümmelt worden sind, und durch die weit geöffnete Wunde ihren Zellsaft abströmen

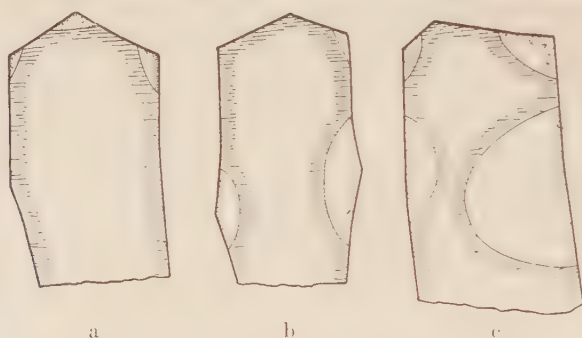


Fig. 29. Kontraktion verstümmelter Vakuolenhüllen zu Sanduhrformen (*Allium cepa*). Unten der Schnitt- und Wundrand der Zellen. — Nach KÜSTER.

lassen, können auch auf dem Wege der plasmolytischen Kontraktion ihr Protoplasma nicht mehr zusammenschließen; untersucht man sie im Wasser, so tritt aber an den Vakuolenhüllen starke Kontraktion ein (Fig. 29): diese nehmen (Fig. 29c) Sanduhrform an, schnüren sich schließlich in der Mitte durch, so daß statt des offenen, mit der Außenwelt kommunizierenden Zellsaft-raumes eine allseits geschlossene Zellsaftblase und ein der Wunde naheliegender Rest vorliegen. Dieser geht bald zugrunde und verschwindet; jene schwillt mächtig an, da nunmehr kein weiteres Abströmen ihres Inhaltes nach außen erfolgen kann, und der ihm noch verbliebene Rest osmotisch wirksamer Substanz das außen gebotene Wasser in die Zellsaftmasse strömen läßt (vgl. KÜSTER 1929).

Die Abtrennung des ungeschädigten Protoplasmas von dem bereits koagulierenden bedeutet ebenso wie die Durchtrennung der lebendig gebliebenen Vakuolenhülle und die Bildung einer allseits geschlossenen Zellsaftblase nur einen kurzen Aufschub des Unterganges, der dem Inhalte so stark verstümmelter Dermatoplasten gewiß ist. —

Ist den Zellen, die neben lebendigen noch tote Plasmateile enthalten, ein längeres Leben beschieden, so tritt Abkapselung des toten Plasmas ein.

Daß tote Anteile durch eine Membran von den lebendigen geschieden, daß sie abgekapselt werden, ist ein aus der normalen Zytogenese wohlbekannter Vorgang, der sich bei Bildung der ROSANOFFSchen Kristalle, bei der Membranhüllung von Öltröpfen oder Kieselkörpern und bei anderen Gelegenheiten abspielt; bei *Bryopsis* werden nicht nur an Wundstellen die Sphärorkristalle der Schläuche in die Vernarbungsmasse eingemauert, sondern sie geraten gelegentlich auch an die Wand normaler Schlauchstrecken und werden durch eine zarte Zellwandlamelle an sie gebunden.

Sogar die Abkapselung artfremden toten Zellenmaterials ist der normalen Zytogenese nicht fremd und dem Zellenforscher von den Verdauungszellen pilzbeherbergender Wurzeln längst bekannt.

In welcher Weise totes arteigenes Protoplasma abgekapselt wird, läßt sich nach NOLLS Methode an *Caulerpa* deutlich zeigen. Die in der Abbildung (Fig. 30a) dargestellten Wundreaktionen sind nach dreimaliger Anätzung der Zelle vor sich gegangen; da die Ätzwunden nicht gleichzeitig, sondern mit längeren Zeitintervallen dem Objekt beigebracht wurden, so daß jeder erneute Angriff erst erfolgte, nachdem die vom vorangehenden veranlaßte Nekrose bereits zur Abkapselung der toten Plasmaanteile geführt hatte, sehen wir die Ätztellen I, II und III durch drei, zwei oder eine Membranlamelle vom lebendigen Zelleninhalt getrennt (NOLL 1887).

Die Abkapselung kann sogar dann noch durchgeführt werden, wenn sich der Zellkern im toten Anteil befindet. Wenn man Marchantien in sehr wasserdampfreicher Atmosphäre kultiviert, sind ihre Rhizoiden — wie PALLA (1906, 410) gezeigt hat — so empfindlich gegenüber geringen Feuchtigkeitsschwankungen, daß beim weiteren experimentellen Arbeiten oftmals ihr Zelleninhalt

an der Spitze zugrunde geht — Protoplasma samt Zellkern. Der basale Teil der Zelle bleibt am Leben und betätigt sich durch Neubildung einer Membran.

Nach NĚMEC (1899) kann der Fall eintreten, daß abgekapselte nekrotische Plasmamassen durch Desorganisation der über ihnen liegenden Membranlamellen an die Außenwelt abgegeben werden. Ein ebensolcher Export vermag die mit Gerbstoffbläschen beladenen toten Plasmatrümmern zu beseitigen, die gelegentlich bei *Zygnema* entstehen. Zumeist werden sie an die Außenwand, seltener an die Querwände abgegeben. Durch Auflagerung von Membranlamellen erscheinen sie zuweilen tief in die Membran hineingerückt (Fig. 30b). KLEBS (1886, 372ff.: 1888, 560) sah in



Fig. 30. Lokale Nekrose und Abkapselung. *a* Vernarbung nach Anätzung der Membran von *Caulerpa*; das unter den Ätzstellen I, II und III abgestorbene Protoplasma wird durch Membranlamellen von den lebendigen Anteilen getrennt: — nach NOLL; *b* spontan gestorbene Plasmamassen nach Überlagerung durch Zellwandlamellen (*Zygnema*). — Nach NĚMEC

derselben Weise auch schwarze Niederschlagsmassen, die in *Zygnema*-Zellen nach Behandlung mit 0.1% Eisenweinstein entstehen und bei Plasmolyse an der Wand liegen bleiben, von neuen Membranlamellen überlagert und schließlich nach Sprengung der äußeren an die Außenwelt abgegeben werden.

Die Degenerationsvorgänge, die schließlich zu einer Trennung des normalen Protoplasmas vom geschädigten führen, scheinen in manchen Fällen sehr langsam verlaufen zu können. Bei der Wundheilung verletzter *Faucheria*-Fäden tritt nach HANSTEIN (1850, 52ff.) zuweilen der Fall ein, daß auch noch nach Bildung einer Vernarbungsmembran das an ihr liegende Protoplasma aufgegeben wird, und in größerem oder geringerem Abstände von ihr eine weitere Vernarbungsmembran entsteht (vgl. Fig. 31a).



Dieselben Vorgänge einer fraktionierten Heilung und einer Preisgabe distalen, geschädigten Protoplasmas hat MIRANDE (1913) für *Caulerpa* beschrieben.



Fig. 31. Fraktionierte Vernarbung. *a* Membranbildung an verletzten *Vaucheria*-Schläuchen; es haben sich zwei Vernarbungsmembranen gebildet; zwischen ihnen liegt totes Protoplasma. Mit Benutzung einer Figur von HANSTEIN. *b* Dieselbe an *Bryopsis*; sieben Vernarbungsmembranen sind sichtbar. — Original

Viel auffälliger können die Vorgänge einer progressiven Nekrose des Protoplasmas an *Bryopsis*-Schläuchen zum Ausdruck kommen.

Unter verwundeten Exemplaren findet man nicht selten solche, deren Protoplasma nicht ein, sondern zehn- und zwanzigmal und noch häufiger sich mit einer Vernarbungsmembran ausgestattet hat; immer wieder sind nach der Membranneubildung an der Spitze des verheilenden Schlauches kürzere oder längere Strecken des Protoplasmas abgestorben (vgl. auch KLEMM über *Derbesia*, 1894b, Taf. 5, Fig. 6). Die rhythmische Nekrose und Membranbildung führt oft zur Bildung regelmäßiger Kappen, wie den in Fig. 31b dargestellten. Nicht immer sind die Abstände zwischen je zwei Kappen so regelmäßig gleichgroß, wie in dem dargestellten Falle; die Membranen selbst sind auch oftmals ungleich dick, so daß sich annehmen läßt, daß die Takte des Nekrose- und Vernarbungsrythmus ungleich lang ausfallen können.

Bei der in Fig. 31b gezeigten Folge von Membrankappen ist unter jeder noch ein stattlicher Rest von totem Protoplasma, von Chloroplasten usw. sichtbar, so daß kein Zweifel daran bestehen kann, daß jeder Kappenbildung die Preisgabe des apikalen Anteils des Protoplasten vorausgeht — und nicht die oben (S. 27) für *Bryopsis* beschriebenen anomalen Plasmolysen vorliegen. Rhythmische Bildung von Vernarbungsmembranen, mit der sich keine Preisgabe geschädigten peripherischen Protoplasmas verbindet, sondern bei welchem ein mehr und mehr schwindender Plasmakörper sich stets glatt von der zuletzt gebildeten Membrankappe trennt, liegt in dem bemerkenswerten von KLEBS (1888, 502, Taf. VI, Fig. 29) für *Funaria*-Blattzellen geschilderten Falle vor (Dunkelkultur in 20 % Rohrzucker und 0,05 % eisensaures Kalium). — Ähnliche Bildungen scheinen NOLL (1887, 151, Fig. 27) für *Derbesia* vorgelegen zu haben.

Ob in den Schläuchen der *Bryopsis* bei der Neubildung einer Membran sich diese über einem nicht mehr völlig ungeschädigten Protoplasma wölbt, oder ob die Schädigung erst nach Kappenbildung und trotz dieser von den abgekapselten nekrotischen Massen ausgeht, muß fraglich bleiben. — Meine Beobachtungen wurden an Gießener Kulturen des aus Neapel stammenden Materials gesammelt.

In der normalen Zytogenese alternder Zellen finden wir z. B. bei den rhythmischen Kappenbildungen der Haare Vorgänge, die mit den genannten pathologischen gleichzustellen sind (vgl. KÜSTER 1925, 167, 168). Die durch Plasmacinlagerungen be-

wirkte Streifung im „Mucro“ der Palisadenschläuche von *Codium fragile* hält O. CHR. SCHMIDT (1923, 49) ebenfalls für eine Alterserscheinung.

Sorgfältig untersucht worden sind von KRABBE (1887, 417 ff.) die in den Bastfasern vieler Arten auftretenden Kappenbildungen, an welchen sich insofern die für *Bryopsis* soeben beschriebenen Erscheinungen wiederholen, als auch in ihrem Lumen rhythmische Membranbildung erfolgt, und zwischen je zwei benachbarten „Kappen“ Reste toten Protoplasmas erkennbar sind. Ob jede einzelne der Kappen gebildet wird, so lange der distale Protoplastenteil noch lebt, oder ob erst nach dem Tode der äußersten Plasmaschichten eine neue Membranhülle entsteht, bleibt für diese Gebilde ungewiß. Von großem Interesse ist KRABBE'S Feststellung (1887, 419), daß das tote Plasma, das zwischen je zwei Kappen liegt, die chemischen Qualitäten der ihm anliegenden Membranen beeinflußt, ihnen die übliche Zellulosereaktion nimmt und eine Eiweißinfiltration zustande kommen zu lassen scheint (*Linum usitatissimum*).

Die „Abkapselung“ der Protoplasmaportionen, die KRABBE in den unregelmäßig erweiterten Bastfasern von *Nerium* u. a. fand, läßt hier und da ansehnliche Protoplastenreste zwischen den sich umhütenden Anteilen übrig. KRABBE vergleicht sie mit dem Epiplasma der Asci, obwohl fraglich bleibt, ob es zur Zeit der Abkapselung lebend oder bereits tot war. —

Einen bemerkenswerten, aber keineswegs genügend geklärten Fall der Abgrenzung lebendigen Protoplasmas gegenüber dem toten beschreibt NĚMEC (1910, 186) für die mit Chloroform behandelten Zellen.

Über die Abgabe toten oder geschädigten Protoplasmas an den Zellsafttraum und das Schicksal der abgegebenen Trümmerstücke haben wir bereits bei Behandlung des intravakuolären Protoplasmas das Nötige mitgeteilt (S. 58). —

Einkapselung toten Protoplasmas ist ein unter den verschiedensten Formwechselercheinungen sich wiederholender Vorgang; daß erst Einkapselung vor sich geht, und zwar in lebendem Material, und dann der Tod eintritt, scheint ein seltener Fall zu sein. Wir finden ihn bei den protoplasmatischen Einschlüssen verwirklicht, die gelegentlich zwischen Zellkerne geraten und allseits von Zellkernsubstanz umschlossen, zugrunde gehen. Daß der Kopulationskern Einschlüsse von Protoplasma enthalten

kann, haben BROWN (1908, 1910) für *Peperomia*, NĚMEC (1912) für *Gagea* gezeigt. Auch bei vegetativen Kernverschmelzungen kann es zum Einschluß kleiner Plasmamengen kommen (*Eriophyes*-Gallen, untersucht von NĚMEC 1925, 77): ähnliche Befunde werden, wie NĚMEC meint, überall dort zu erwarten sein, wo unregelmäßig gestaltete Kerne miteinander verschmelzen. Daß die Plasmainschlüsse am Leben bleiben, sogar zu Kernsubstanz werden können, ist unerwiesen und unwahrscheinlich (vgl. FERGUSON 1913, TISCHLER 1921/22, 487).

**x-bodies und verwandte Bildungen.** — In den Zellen mosaikkrankter Pflanzen sind bereits wiederholt Körperchen gefunden worden, über deren Natur die Meinungen der Autoren auseinander gehen. Vielleicht handelt es sich bei diesen intrazellularen „x-bodies“ oder wenigstens bei manchen von ihnen um nekrotisch metamorphosiertes Protoplasma. Ich erwähne nur einige der jüngsten Abhandlungen, die sich diesen Erscheinungen widmen, und verweise auf GOLDSTEIN (1927, 1928), BREMER (1926), HOLMES (1928) und die von ihnen genannte Literatur.

Ähnliche Körperchen sollen auch in Gallen und zwar den des *Bacterium tumefaciens* auftreten (vgl. z. B. RIKER 1927).

Ob hinter den Mykoplasmaaballen der ERIKSSONschen Präparate (vgl. z. B. ERIKSSON 1911—1912) sich ähnliche Bildungen verbergen, vermag ich nicht zu entscheiden (vgl. BEAUVÉRIE 1926).

## 7. Größenzunahme entblößter Protoplasten durch Schwellung

Bei der Plasmolyse handelt es sich um Gestaltveränderungen der Zellen infolge osmotischer Schrumpfung.

Die entgegengesetzte Wirkung — Deformation des Protoplasmaleibes nach Wasseraufnahme durch osmotische Schwellung — setzt Befreiung des Protoplasten von der als festes Widerlager seine Schwellung hemmenden Zellmembran voraus.

Im Experiment die Protoplasten zu enthäuten, gelingt am einfachsten, freilich auch am rohesten durch Zertrümmerung der Membran: dem geöffneten Lumen entströmt das Protoplasma, das sich — wie bereits früher zu schildern war — zumal bei Verwendung von Siphoneenzellen oder ähnlichen in Form zahlreicher kleiner oder großer Tropfen gewinnen läßt, und wendet man das Verfahren auf plasmolysierte Zellen höherer Pflanzen an, so gelingt es wohl auch, ihr Lumen zu öffnen, ohne den

Zellenleib zu lädieren, und auf dem Wege der Deplasmolyse den intakten Protoplastmakörper aus der Zelle schlüpfen zu sehen (KLERCKER 1892, KÜSTER 1910b).

Durch Lösung der Zellwand die Entblößung des Zellenleibes zu erreichen, hat GLAJA (1919) versucht: er behandelte Hefezellen mit dem zelluloselösenden Verdauungssafte der *Helix pomatia* und konnte an den enthäuteten Zellen noch Leben, Atmung und Gärung nachweisen. Wiederholung des Versuches wäre sehr erwünscht, zugleich genaue Feststellung, in welchem Zustande sich die mit Schneckenzytase behandelten Pflanzenzellen befinden.

Zunächst dürfte es die reichsten Aussichten versprechen, die im Verlaufe der normalen Histogenese sich ihrer Membran entledigenden Pflanzenzellen als Objekte zellenphysiologischer Untersuchungen zu bevorzugen. An nackten Zellen und ebensolchen Zellentrümmern ist kein Mangel, nachdem der reiche Gehalt des saftig zerfließenden Perikarpgewebes vieler Beerenfrüchte an nackten Protoplasten und Protoplastatropfen erwiesen worden ist: LLOYD fand solche in den reifenden Früchten von *Diospyros* (1911), KÜSTER (1927b) in den Beeren vieler Mono- und Dikotyledonen, namentlich bei Solanazeen.

Über das Verhalten entblößter, in Wasser zu anomaler Größe heranschwellender Protoplasten niederer (vgl. z. B. HABERLANDT 1887, 90) und höherer Pflanzen (KÜSTER 1910b, 1929a) sind bisher erst wenig Beobachtungen gesammelt worden: Wie bekannt, gehen *Vaucheria*-Protoplastatropfen in Wasser allzusehnell zugrunde, und nicht anders verhalten sich die aus ihrer Membranhülle operativ herausgeholtten Plasmaleiber höherer Pflanzen. Nach PEEFFERS Messungen (1877, 131, 143; 1890, 229, vgl. auch KLEBS 1888, 511) können isolierte Plasmaballen durch Wasseraufnahme ihre Oberfläche um mehr als das 40fache weiten, ohne daß ihr hyaliner Saum eine Veränderung seiner Dicke erkennen ließe.

Schneidet man Epidermiszellen von *Allium cepa* derart an, daß in dem Stumpf der Zellen wenigstens noch ein Teil der Vakuolenhülle als lebendiger Rest erhalten bleibt, so kann man einen Teile des Protoplasten, der etwa der Hälfte des normalen entspricht, unter dem Einfluß des durch die Wunde zufließenden Wassers so stark schwellen sehen, daß das Volumen dieses Zellenrestes mehr als das Doppelte des normalen erreicht.



Die Vorgänge stellen ein Gegenstück zu dem dar, was nach Plasmolyse und erneutem Wasserzusatz als Deplasmolyse allenthalben beobachtet werden kann; im vorliegenden Falle aber haben wir es mit Zellen zu tun, die zu starker Schwellung gebracht werden, ohne daß sie vorher zur Kontraktion gezwungen worden wären.

In welchem Grade und mit welcher Schnelligkeit die osmotisch über die Normalgröße hinaus schwellenden nackten Zellen geschädigt werden, bedarf der Untersuchung.

Ob anomal geschwollene Protoplasten bei künstlicher Wasserentziehung ihre normale Größe ohne Schaden zu nehmen wieder zurückgewinnen können, oder ob ihre Oberfläche bei der anomalen Schwellung Veränderungen ähnlicher Art erfahren hat, wie wir sie für die dem Leben der Zelle so gefährlichen Deplasmolyse annehmen dürfen, ist unbekannt. Nach ULÉHLA (1928) haben schon die umhäuhteten Zellen erreichbare Wasserfülle und Schwellung den Charakter des Anomalen, und KACZMAREK (1929) findet, daß das Wässern der Präparate die Widerstandsfähigkeit der Zellen (*Rhoeo*) herabsetzt.

Schon wiederholt beschrieben worden (vgl. z. B. KLEMM 1894, 25) ist die Schwellung der Protoplasten verletzter Siphonenschläuche; nach der Verwundung und nach Verschuß der Protoplastenwunde (s. u. S. 108) sieht man den Zellenleib, der nach der Verwundung sich stark verkürzt hatte, erheblich schwellen. Ob diese „Anatonose“ von den Wirkungen des Traumas unmittelbar abhängig ist, ist nicht bekannt. — Daß in den Zellen explantierter pflanzlicher Gewebe der Turgordruck erheblich steigt, haben THIELMAN & BERZIN (1927, 1928) gezeigt.

---

## Zweites Kapitel

### Strukturwechsel

Bei der großen Labilität des lebendigen Protoplasmas darf mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß nicht nur alle funktionellen Veränderungen, die es durchmacht, eine Veränderung seiner Struktur voraussetzen und nach sich ziehen, sondern daß auch alle an ihm wahrgenommenen Formwechsellerscheinungen sich naturnotwendig mit einer Änderung seiner Struktur verbinden; wir werden freilich, indem wir dieser Annahme Ausdruck geben, nicht nur an alle unter dem Mikroskop sichtbaren Strukturänderungen denken dürfen, sondern auch an die unserer Erkenntnis zunächst noch unzugänglichen Änderungen der Feinstruktur.

Bei den nachfolgenden Darlegungen werden wir uns damit begnügen müssen, auf eine Reihe besonders grober Strukturänderungen einzugehen. Schon bei ihrem Studium wird uns auf Schritt und Tritt die Wahrnehmung lästig werden, wie unfertig noch unsere Kenntnisse von ihnen sind, und wie wenig das, was für viele von jenen Veränderungen sich bisher ermitteln ließ, eine zusammenfassende Darstellung bereits zu rechtfertigen vermag. Wir wollen uns auf die Diskussion dessen beschränken, was unter dem Mikroskop und im Dunkelfeldlicht sich beobachten läßt, und nur diejenigen Strukturveränderungen behandeln, die wir beim Studium des Verhaltens lebendigen Protoplasmas unter dem Mikroskop kennen lernen. Mehr noch als im ersten Teil unserer Darlegungen werden wir uns auf eine knappe Auswahl des Stoffes beschränken dürfen.

#### 1. Änderungen im Schichtenbau des Protoplasmas

Die zwischen Zellmembran und Zellsaftraum liegende Protoplasamasse ist geschichtet, d. h. ihre Substanz befindet sich lagenweise unter verschiedenen Bedingungen, und ihre Lagen nehmen unter deren Einfluß verschiedene Qualitäten an. An

seinen beiden Oberflächen, — der äußeren, die Membran berührenden und der inneren, von Zellsaft bespülten — hat das Protoplasma andere Eigenschaften als in der Mitte, und da die äußere Oberflächenschicht an ein anders beschaffenes Medium grenzt und dadurch unter andere physikalische und chemische Bedingungen gerät als die innere, sind auch die beiden Oberflächenschichten unter sich verschieden, so daß von Exo- und Endoplasmaschichten und von Mesoplasma zu sprechen angezeigt scheint, wenn auch von einer scharfen Abgrenzung der Schichten gegeneinander nicht die Rede sein kann. Diese aus der Topographie der Zelle verständliche Schichtendifferenzierung des Protoplasmas wird oftmals durch die Verteilung deutlich wahrnehmbarer Inhaltskörper — Mikrosome, Zellkerne, Chromatophoren — besonders sinnfällig; auf dieser Verteilung irgendwelcher Einschlüßkörper beruht die von PRINGSHEIM, PFEFFER und STRASBURGER eingeführte Unterscheidung zwischen dem äußeren Hyaloplasma und dem mikrosomenführenden inneren Körnerplasma.

Die Mächtigkeit der beiden Schichten und das Massenverhältnis der beiden Protoplasmaformen kann, wie PFEFFER für *Myxomyzeten* plasmodien gezeigt hat (1890, 191), innerhalb weiter Grenzen schwanken: wie ungleich Hyaloplasma und Körnerplasma bei verschiedenen Zellen- und Pflanzenarten am Aufbau des Protoplasmaleibes beteiligt sein können, hat neuerdings noch — die Befunde früherer Autoren bestätigend (vgl. z. B. BERTHOLD 1886, 61) — LEPESCHKIN in Erinnerung gerufen (1926a). Auf die Differenzierung, die durch die Verteilung der Inhaltskörper am Protoplasma deutlich wird, hat BERTHOLD (1886) mit vielen Einzelheiten hingewiesen. Zu den morphologischen Unterschieden der Schichten kommen die chemischen und physikalischen, vornehmlich diejenigen, die gemäß dem GIBBSschen Theorem zu erwarten sind: Stoffe, welche die Oberflächenspannung herabsetzen, sammeln sich an der Oberfläche. —

Kann die Zelle unter anomalen Bedingungen ihre normale Schichtung aufgeben?

Auf die Frage ist mit Bestimmtheit eine positive Antwort zu erwarten, nachdem NOLL (1903, 334) gezeigt hat, daß schon im normal gebauten Zellenkörper bei ungestörtem Fortgang der Entwicklung Änderungen in dem Schichtenbau und in der geschichteten Verteilung der Inhaltskörper eintreten können: wenn das somatische Protoplasma der *Bryopsis*-Schläuche in die

aus „embryonalem“ Plasma gebildete Kappe gelangt, wird es dichter und körniger: seine Kerne verhalten sich ähnlich; die Chloroplasten aber, die ihre bisherige Dichte behalten, werden von dem Protoplasma ausgestoßen und schwimmen an dessen freier Oberfläche, auf dem Endoplasma. Ähnliches beobachteten BERTHOLD (1886, 10. 14, 267), NOLL u. a. für andere Meeresalgen. Änderungen des Schichtenbaues bezeichnet BERTHOLD als Inversionen (1886, 267; KÜSTER 1924, 1007).

So verschiedenartig auch die Schichten eines Protoplasten beschaffen und ausgestattet sein mögen, und so deutlich wir qualitative und quantitative Unterschiede in der Beteiligung der verschiedenen Protoplasmaschichten an normalen Lebensäußerungen zum Ausdruck kommen sehen, so haben wir doch keinen Anlaß, die Schichten eines normalen Protoplasmakörpers für spezialisiert anzusehen: sie sind vielmehr ständig ineinander überführbar, solange der Protoplast in normaler Verfassung bleibt.

Wir werden später Schichtungen kennen lernen, bei welchen die einzelnen Lamellen nicht mehr ineinander überführbar sind; es wäre zu prüfen, ob vielleicht allgemein die Entwicklung selbständig gearteter Schichten und nicht ineinander überführbarer Plasmaformen die Bedeutung eines pathologischen Vorganges hat. —

Wie reagiert der Zellenleib auf gewaltsame Störung seiner Schichtenfolge?

In vielen Fällen vermag der Zellenleib seine normale Schichtenfolge wieder herzustellen.

Solche Wiederherstellung kann auf doppelte Weise erreicht werden: dadurch, daß bestimmte Anteile einer Schicht die Kennzeichen einer anderen annehmen und sich in diese umwandeln, — oder daß die Schichtenanteile ihren bisherigen Charakter behalten und durch Umgruppierung ihrer Masse den status quo ante wieder herstellen.

Vorgänge der zweiten Art beobachten wir besonders deutlich an verwundeten Zellen. Schleimpilzplasmodien, an welchen durch einen Querschnitt das innere Körnerplasma bloßgelegt worden ist, können in der Weise ihre normale Schichtenfolge regenerieren, daß sich die Ränder der verletzten Hyaloplasmaschicht zusammenneigen und zusammenschließen (PFEFFER 1899, 194). Ähnlich verhalten sich vielleicht auch große, zellsaftreiche,

umhütete Zellen wie die Schläuche von *Bryopsis* oder *Vaucheria*. Namentlich für letztere ist wiederholt der Vorgang beschrieben worden, mit welchem die Wundränder eines durchschnittenen Plasmaschlauches sich schließen (vgl. z. B. HANSTEIN 1880, 45ff.: PFEFFER 1890, 195 u. a. m.).

KLEBS (1888, 510) gibt freilich von demselben Vorgange eine andere Darstellung; nach ihm sind HANSTEINS Mitteilungen über Wundverschluß durch Zusammenneigen der Hautschicht-ränder zum mindesten nicht für alle Fälle zutreffend: er beobachtete an verletzten *Vaucheria*-Schläuchen einen lebhaften „Kampf zwischen dem eindringenden Wasser und dem Plasma“: „Vakuolen treten heraus, schnüren sich ab, zerreißen; allmählich dringt körniges Plasma in dichteren Massen heran und schließt sich zu einer nach außen scharf begrenzten Schicht zusammen“; während der nachfolgenden Zellhautbildung kann erneute Wasseraufnahme die neue Hautschicht nach KLEBS blasenförmig verwölben, am Grunde der Blase sammelt sich neues Körnerplasma und bildet abermals eine neue Hautschicht und später Zellwandsubstanz.

Bei erneuter Untersuchung des Phänomens wäre vor allem zu prüfen, ob es wirklich die Wundränder selbst sind, die sich zusammenneigen, und die sich fusionsfähig erweisen, oder ob sie bei der Verwundung koaguliert sind und dabei — wenn nicht bereits ihr Leben, so zum wenigsten ihre Fusionsfähigkeit eingebüßt haben.

An Dermatoplasten, deren Plasmareichtum, deren Farblosigkeit und geringe Dicke einer mikroskopischen Beobachtung der Dinge günstig sind, sieht man an traumatisch leicht geschädigten wie an gröblich verletzten Zellen (*Allium cepa*) erst nach plasmolytischer Kontraktion die normale Schichtenfolge sich wieder herstellen, indem der Inhalt sich sanduhrförmig zusammenzieht, die an der Wundseite gelegenen Randteile preisgegeben werden und in einigem Abstände von ihnen Plasma mit Plasma, Vakuolenhaut mit Vakuolenhaut verschmilzt (KÜSTER 1929a; s. o. S. 96).

DE VRIES (1885, 503, 504) legt Wert auf die Feststellung, daß stets nur gleichnamige Schichten sich miteinander vereinigen. Daß wir aus solchen Befunden nicht mit DE VRIES auf das Vorhandensein spezialisierter Plasmaschichten und auf deren Autonomie schließen dürfen, hat PFEFFER dargetan (1890, 226); die beste Beweiskraft für PFEFFERS Auffassung hat die Regeneration,



durch welche Exo- wie Endoplasma aus dem Mesoplasma neu entstehen können, und die normale Schichtenfolge des Protoplasten wieder hergestellt wird.

Eine solche Regeneration vollzieht sich dann, wenn z. B. in vakuolenfreien Protoplasmaaballen oder in Plasmodien neue Zellsafträume entstehen (PFEFFER 1890, 197 ff.), also Plasmamaterial aus der Mitte der lebendigen Leibessubstanz zur Vakuolenhaut wird — andererseits bei Neubildung einer hyalinen Hautschicht aus verletztem Körnerplasma.

Auf ein klassisches Beispiel für die unter anomalen Bedingungen eintretende Änderung in der Schichtenfolge des Protoplasmas weisen wir hin, indem wir an PFEFFERS Beobachtungen an verletzten *Chondrioderma*-Plasmodien erinnern (1890, 193 ff.): das freigelegte Körnerplasma bildet unmittelbar an der neuen Oberfläche oder — wenn an dieser bei Berührung mit dem Wasser ein Teil des Protoplasmas zugrunde geht — unmittelbar unter den sich zersetzenden Resten eine neue Hautschicht: das neue Hyaloplasma geht aus dem bloßgelegten Körnerplasma hervor, indem die Körnchen aus diesem nach innen abwandern; Körnerplasma ist nichts anderes als Hyaloplasma, das durch eingelagerte Granula getrübt ist (PFEFFER 1890, 191) — aus ihm wird Hyaloplasma, wenn es sich der Körnchen entledigt.

Eine ähnliche Regeneration von Hyaloplasma aus Körnerplasma ist vielleicht auch beim Wundverschluß der Siphoncenprotoplasten (s. o. S. 108) wirksam — PFEFFER erörtert diese Möglichkeit (1890, 226).

Wahrscheinlich kann ebensogut der umgekehrte Wandlungsprozeß sich vollziehen (PFEFFER 1890, 196) und aus Hyaloplasma durch Einwanderung von Granulis Körnerplasma werden. KLEBS (1888, 510) hat für das durch Trauma bloßgelegte Protoplasma der *Vaucheria*-Fäden gezeigt, daß Körnchen von innen bis in die äußersten Schichten vorwandern, so daß auch die Oberfläche des Protoplasmas von Körnerplasma gebildet wird.

Daß die Exoplasmaschicht unmittelbar zur Vakuolenwand werden kann, konnte PFEFFER einige Male durch unmittelbare Beobachtung feststellen: daß Vakuolen der Plasmodien durch einseitiges Aufreißen ihre Wand unmittelbar zur Plasmaaußenschicht werden lassen können, hält PFEFFER (1890, 215 Anm.) für wahrscheinlich. —

Unter anomalen Umständen kann die Schichtung des Protoplasmaschlauches ein wesentlich anderes Bild zeigen, als in Zellen derselben Art unter normalen Umständen.

Sehr auffallend ist die Schichtung, die das Protoplasma nach systrophischen Ballungen (s. o. S. 72) aufweist: die dicke Protoplasmalinse anthozyanreicher *Allium*-Epidermiszellen zeigt nach dreitägiger Plasmolyse in n-NaCl oftmals ein rotes Band in ihrer farblosen Masse. Dieses kommt dadurch zustande, daß sich kleinste rote Vakuolen auf eine bestimmte Zone im Plasmaballen zusammengedrängt haben. Vom Hauptzellsaftraum wird diese

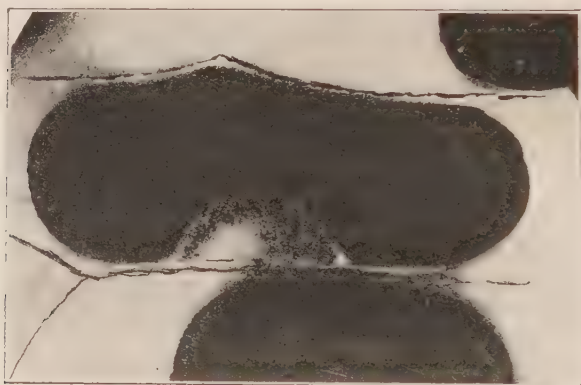


Fig. 32. Zonenbildung in systrophisch geballtem Protoplasma (Zellen von *Allium*, 3 Tage in n-NaCl); die mit kleinsten Anthocyanvakuolen ausgestattete Schicht ist als dunkles Band sichtbar. — Tuschezeichnung, nach einer Photographie. Original

farbige Zone, an der man oftmals die winzig kleinen Vakuolen nicht mehr als selbständige Saftbläschen unterscheiden kann, durch eine mächtige Schicht klaren Hyaloplasmas getrennt (vgl. Fig. 32).

Auffallende Verbreiterung des klaren Protoplasmasaumes beobachtete PFEFFER gelegentlich nach Plasmolyse.

Hier wäre schließlich einer Beobachtung von LENZ (1924) zu gedenken. Behandelt man jugendliche Zoosporangien von *Achlya* mit wasserentziehenden Mitteln, so tritt eine eigenartige Differenzierung im Inhalte der Organe auf: in der Mitte sammelt sich Körnerplasma, dessen Mikrosome im Dunkelfeld kräftig aufleuchten; an der Peripherie, zumal an den beiden Zellenenden,

sammelt sich eine hyaline, im Dunkelfeld schwach aufleuchtende Masse. LENZ hält diese Sonderung für eine Absterbeerscheinung.

## 2. Erstarrung des Protoplasmas

Das Protoplasma der jugendlichen und gesunden Zelle ist eine Flüssigkeit. An diesem Satze (vgl. A. MEYER 1920, 1, 5 ff. und die von ihm genannte Literatur) darf trotz den Einwänden, die auch in neuester Zeit gegen ihn erhoben worden sind, festgehalten werden (vgl. SCARTH 1927). Viele Erscheinungen, welche gegen die Flüssigkeitsnatur des Protoplasmas zu sprechen scheinen, lassen sich mit der Annahme einer die Oberfläche des Protoplasmas oftmals bekleidenden festen Lamelle und durch die der „Spumoid“-natur des Plasmas und seine Schaumspannung (vgl. RHUMBLER 1902, 1914) befriedigend erklären.

Ob auch im Alter das Protoplasma unter allen Umständen flüssig — und ob auch in pathologischen Zuständen der Aggregatzustand des normalen erhalten bleibt, bedarf näherer Prüfung, von der sich voraussagen läßt, daß sie mit vielen Beispielen für erstarrendes festes Protoplasma der alternden, kranken oder absterbenden Zelle bekanntmachen wird. Schon jetzt liegt ein reichhaltiges Tatsachenmaterial vor, das die Fähigkeit des flüssigen Protoplasmas, wie den Grad der Viskosität, so auch seinen Aggregatzustand unter anomalen Verhältnissen zu ändern, dartut, so daß wir mit Vorsicht aus den Befunden, die an einem unter anomalen Bedingungen lebenden oder der Beobachtung erst durch gewaltsame Eingriffe zugänglich gemachten Protoplasma gewonnen worden sind, auf das normale, unter normalen Bedingungen lebende Protoplasma und seinen Aggregatzustand schließen dürfen (vgl. z. B. BERTHOLD 1886, 86).

Wenn wir im folgenden einige Beobachtungen über die Erstarrung des Protoplasmas diskutieren sollen, so werden wir nicht umhin können, sehr verschiedenartige Dinge in einem Kapitel zu vereinigen. Das Gemeinschaftliche, das alle hier zur Sprache kommenden Erscheinungen bindet und ihre Vereinigung im vorliegenden Abschnitt rechtfertigen soll, ist der Umstand, daß bei allen eine Zunahme der Festigkeit des Protoplasmas oder einzelner Schichten des Plasmaleibes vorliegt. Wichtige Unterschiede zwischen den Erscheinungen wird das Maß der Erhärtung abgeben, ihre Lokalisation, die Geschwindigkeit, mit welcher die Verfestigung eintritt, ferner die Struktur der erhärten-

den Schichten, ihr chemischer Charakter u. a. m.; namentlich auch auf die verschiedenartigen Ursachen der Verfestigungsvorgänge wird einzugehen sein. Künftige Forschungen mögen eine bessere Analyse vorbereiten, als sie zur Zeit diesen Vorgängen gegenüber durchführbar zu sein scheint.

**Oberflächenhäutchen und Haptogenmembran.** — Isoliertes Protoplasma entwickelt auf seiner Oberfläche nicht anders als viele tote hydrophile Kolloide ein derbes Häutchen. Mit RAMSDEN (1894, 1904) wollen wir es als Haptogenmembran bezeichnen (vgl. KÜSTER 1909, 1910).

Was die Mechanik ihrer Entstehung betrifft, sind wir auf Vermutungen angewiesen; vielleicht werden irgendwelche Bestandteile des Protoplasmas auf seine neue Oberfläche adsorbiert (HÖBER 1926, 130). Daß weder die Plasmahaut im Sinne PFEFFERS noch die Haptogenmembran ein einfaches Oberflächenhäutchen sein kann, wie es an der Grenzfläche homogener Flüssigkeiten entsteht (vgl. z. B. HOFMEISTER 1867, 3; M. SCHULTZE 1863, 58), haben bereits KÜHNE (1864, 34, 71) und STRASBURGER (1876, 427, 428) angenommen (vgl. auch BERTHOLD 1886, 151; PFEFFER 1890, 251). PFEFFER (1877, 130ff, 148 u. a.) diskutiert die Schwierigkeiten, die der Analyse der Faktoren, die zur Bildung einer Oberflächenschicht führen, im Wege stehen — und diese Schwierigkeiten bestehen auch heute noch. PFEFFER neigt zu der Ansicht, daß nicht veränderte Molekularwirkungen, die an der Oberfläche des Protoplasmas sich geltend machen, das Entscheidende sind, sondern daß die Mitwirkung äußerer Bedingungen vorausgesetzt werden muß — wie die Berührung mit Wasser. Derselben Meinung haben früher bereits NÄGELI (1855, 9) und NÄGELI & SCHWENDENER (1877, 549) Ausdruck verliehen, welche annahmen, daß das Protoplasma bei der Berührung mit Wasser eine physikalische Veränderung erfährt.

Auf eine Behandlung der in der Literatur mitgeteilten Tatsachen und vorgetragenen Vermutungen mit allen Einzelheiten einzugehen, unterlasse ich schon deswegen, weil aus den vorliegenden Arbeiten nicht immer klar genug ersichtlich ist, welcher Art die den Autoren vorliegende feste Oberflächenschicht war.

Haptogenmembranen entstehen nach Plasmolyse wie nach Zerteilung und tropfiger Zerfällung eines Protoplasten. LEPESCHKINS Einwand (1924a, 128; 1926a, 8) gegen die Annahme, daß an plasmolysierten Zellen die Adsorption der Plasmakolloide bereits

zur Bildung einer Haptogenmembran führen könne, und sein Hinweis darauf, daß eine solche ebensogut auch schon in der intakten Zelle entstehen müßte, scheinen mir nicht überzeugend: nach allem, was wir über den gewaltsamen Zerreißungsvorgang wissen, dem die Plasmolyse gleichkommt (s. o. S. 6), und über die außerordentlich festen Beziehungen, die zwischen Membran und Protoplasma bestehen, müssen wir annehmen, daß bei der Plasmolyse sich nicht eine vorher schon vorhandene Oberflächenschicht von der Zellhaut abschält, sondern eine neue Oberflächenschicht sich bildet.

Im allgemeinen läßt sich die nach Entwicklung neuer Oberflächen bildende Hautschicht zunächst weniger direkt wahrnehmen, als aus dem Verhalten der Protoplasten — namentlich beim Verschmelzen benachbarter Plasmastücke — erschließen, bis unter der Einwirkung des Außenmediums mit einer Schnelligkeit, die mit dessen chemischer Zusammensetzung innerhalb weiter Grenzen schwankt, eine Koagulation eintritt und die Oberfläche des Protoplasmas fest und brüchig macht und Schichten zustandekommen läßt, die der mikroskopischen Wahrnehmung ohne weiteres zugänglich sind. Die Haptogenmembran oder eine ihr ähnliche oberflächliche Erstarrungsschicht zu isolieren, ist freilich schwer. Zuweilen gelingt es (*Allium cepa*), durch Hyperplasmolyse kontrahierter Protoplasten ein feines Häutchen sichtbar zu machen, das ich für die Haptogen- und Erstarrungsmembran halten möchte, und ähnliches gelingt an demselben Objekte nach WEIS (1926a, 154) durch Zentrifugenbehandlung; nach zwei- bis dreistündiger Plasmolyse in Traubenzucker ist die Bildung einer Haptogenmembran bereits so weit vorgeschritten, daß nach Verlagerung des Protoplasmas an eine Querwand eine feine Membran an den ehemaligen Konturen des Protoplasten zurückbleibt: nach Plasmolyse in Alkali- oder Erdalkalisalzen war eine solche Lamelle nicht nachweisbar. In beiden Fällen wird der Haptogen- oder Erstarrungsmembran unzweifelhaft Protoplasma von anderer Beschaffenheit noch anhaften: bei Plasmolyse wie bei Zentrifugenbehandlung wird das Protoplasma an der Haptogenmembran ebenso fest haften bleiben, wie es bei Plasmolyse intakter Zellen (s. o. S. 6) und nach ihrer Schleuderung (s. o. S. 81) an der Zellulosewand hängen bleibt.

Bei *Rhizopus* glaubt SEIFRIZ (1921, 281) die Oberflächenschicht des aus verwundeten Zellen ausgetretenen Protoplasmas mit mikrochirurgischen Instrumenten abheben zu können.



Nach STRUGGER (1929) kann man an Charazeenprotoplasma, das man nach Verwundung aus den Internodialzellen austreten sieht (Fig. 26), im Dunkelfeld die Haptogenmembran unmittelbar wahrnehmen. Sie bildet sich nur in Wasser oder in wässrigen Lösungen; bei Untersuchung in Paraffinöl bleibt nach STRUGGER die kugelige Ballung des Protoplasmas und die Bildung einer erkennbaren Haptogenmembran aus.

JOST (1929) spricht auf Grund seiner Beobachtungen an den mit Ca-Lösungen plasmolysierten Internodialzellen von *Chara coronata* die Vermutung aus, daß bei der Plasmolyse die Hautschicht zerreißt, und die tieferen Plasmaschichten bloßgelegt und unmittelbar vom Plasmolyticum beeinflusst werden: diese werden an ihrer Oberfläche von dem Ca so stark verdichtet, daß eine neue „ganz oder relativ impermeable neue Hautschicht“ entsteht. Auf diese Neubildung ist es nach JOST zurückzuführen, daß die Zellen der *Chara* in allen Plasmolyticis, die kein Ca enthalten, so schnell zugrunde gehen.

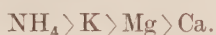
Erstarrung des Protoplasmas. — Über die an der Oberfläche des Protoplasten entstehenden festen Lamellen berichten wir derart, daß wir das Wichtigste von dem über sie Bekannten nach den Mitteln ordnen, welche dem Experimentierenden zur Erzeugung der Erstarrungsmembranen zur Verfügung stehen.

Besondere Bedeutung hat die Erstarrung des Protoplasmas nach Behandlung mit chemischen Agentien. Verschiedene Stoffe haben nach ihren chemischen Qualitäten verschiedene Wirkung auf die an der Plasmaoberfläche sich abspielenden und auch die tieferen Schichten erreichenden Erhärtungsvorgänge; es wird nicht immer leicht sein, von den chemischen Wirkungen die osmotischen zu trennen. Wir müssen auf solche Unterscheidung in der folgenden Darstellung verzichten und begnügen uns damit, in ihr von der Wirkung chemischer Agentien schlechthin zu sprechen. Spätere Abschnitte sollen über die Wirkung mechanischer und thermischer Angriffe berichten.

Wirkung chemischer Mittel. — Die Zahl der chemischen Agentien, nach deren Anwendung eine irgendwie geartete Verfestigung oder Erstarrung des Protoplasmas sich bemerkbar macht (LEPESCHKIN 1912, 539 u. v. a.), ist überaus groß. Vertreter der verschiedensten Verbindungsgruppen sind imstande, jene Reaktionen des Protoplasmas herbeizuführen, die bald in wenigen Augenblicken ablaufen, bald viele Stunden benötigen, um

merkbar vorwärts zu kommen. Die Wirkungen der chemischen Agentien, die der mikroskopischen Wahrnehmung vorzugsweise zugänglich sind, bestehen zunächst in der Ausfällung feiner Niederschläge, schließlich in Bildung zusammenhängender, gekörnter, chagrinierten, sich fältelnder oder scherbenartig zerbrechender Lamellen. LEPESCHKIN hat feststellen können, daß diese Veränderungen erst die äußeren, dann die inneren Plasmashichten betreffen, und daß man den Fortschritt der Desorganisation unter dem Mikroskop verfolgen kann. Ein hervorragendes Hilfsmittel bei der Erforschung feinsten Desorganisationsstrukturen verspricht die Dunkelfeldbeleuchtung zu werden.

Die fällende Wirkung verschiedener Stoffe hat WEIS untersucht (1926 a, 155). Bei Behandlung der Zellen mit 0,5 bis 1,5 n-Lösungen verschiedener Elektrolyte werden bei der Plasmolyse Fällungen verschiedener Grade sichtbar und zwar gemäß der Reihe



Sogar Traubenzucker ruft Fällungen hervor; das Protoplasma wird in seinen Lösungen milchig opaleszierend und weist diskrete Körnchen auf: mit seiner fällenden Wirkung steht der Traubenzucker ungefähr in der Mitte der genannten Reihe.

Wenn wir mit KAHN (1921, 1924) annehmen wollen, daß der Grad der Giftwirkung eines Elektrolyts auch durch seine fällende Wirkung bestimmt wird, indem diese eine Verdichtung und Abdichtung der Protoplasmaoberfläche herbeiführt, das Protoplasma dadurch minder durchlässig werden läßt und auf diese Weise den fremden Stoff fernhält und seine Giftigkeit herabsetzt, so müßte es gelingen, die Giftwirkungen eines Stoffes aus dem mikroskopischen Bilde der von ihm veranlaßten Fällung zu erschließen und auf dem Wege der mikroskopischen Beobachtung vielleicht auch Beiträge zu den Fragen des Elektrolytantagonismus, des Anionen- und Kationenantagonismus und zur Theorie der Giftwirkungen gewinnen zu können. LEPESCHKIN (1924 a, 182) scheint die Schwierigkeiten, die einer solchen mikroskopischen Kontrolle zellenphysiologischer Experimente und Theorien im Wege stehen, nicht eben hoch einzuschätzen. —

Die Wirkung der Salze seltener Erden auf das Protoplasma ist seit FLURI (1909) wiederholt untersucht worden. SZÜCS (1913) fand, daß Lösungen von  $\text{AlCl}_3$  den Protoplasten erstarren lassen

— derart, daß der Zelleninhalt sich nicht mehr plasmolysieren läßt, und die Chloroplasten von *Spirogyra* einer Verlagerung durch Zentrifugenbehandlung widerstehen. Die Erhärtung des Protoplasmas schreitet von außen nach innen vor, und WEBER (1924) gelang es, durch schwache Al-Behandlung zunächst nur die äußeren Plasmaschichten zu verfestigen derart, daß die Chloroplasten zwar noch plasmolysierbar waren, allerdings nur in konkaver oder in Krampfplasmolyse (s. o. Fig. 1) sich abhoben; der Chloroplast war aber noch durch Schleuderkräfte in normaler Weise zu verlagern, so daß eine Wirkung des Aluminiums auf Meso- und Endoplasma nicht mit Sicherheit zu erschließen war. Eine solche aber wird deutlich, wenn man die Einwirkungsdauer des Al ( $\text{NO}_3$ )<sub>3</sub> verlängert; dann sind die Chloroplasten nicht mehr verlagerungsfähig, d. h. die verfestigende Wirkung des Al hat nunmehr auch die inneren Plasmaschichten erreicht.

Daß bei diesen Wirkungen der Al-Salzlösungen die Kationen eine bedeutungsvolle Rolle spielen, ist anzunehmen; mit Sicherheit dürfen wir aber in erster Linie die Wirkungen der Al-Salzlösungen mit LEPESCHKIN (1924a, 184; 1927; vgl. auch COLLANDER 1921, SCARTH 1923 und ALBACH 1928, 427ff.) auf ihren hohen Gehalt an Wasserstoffionen zurückführen. —

In der Tat haben Säuren eine starke fallende, verfestigende Wirkung auf das Protoplasma. Gerade die von ihnen hervorgerufenen Erstarrungen des Protoplasmas hat bereits PFEFFER eingehend studiert und zu wichtigen zellenphysiologischen Feststellungen verwertet. Er beobachtete die Risse, die sich in der erstarrten Oberflächenschicht oftmals nur an einer Stelle bilden, wenn man den kontrahierten Protoplasten nach Säurebehandlung in Wasser zum Schwellen bringt: an der Reißstelle sieht man den Anthozyangehalt der Zelle entweichen. Auch den Eintritt gelöster Stoffe durch die Risse der Erstarrungsschicht konnte PFEFFER einige Male sehr schön an jungen Wurzelhaaren von *Hydrocharis* studieren, „deren Protoplasmakörper mit Zuckerlösung kontrahiert und durch Salzsäure seiner Expansionsfähigkeit beraubt war“: ein außen zugeführter Farbstoff dringt durch den Riß nicht nur in den Zellsaft, sondern verbreitet sich auch von eben dorthier in dem zwischen den Plasmamembranen eingeschlossenen toten Mesoplasma (PFEFFER 1877, 136, 137; vgl. auch DE VRIES 1885, 499 Anm.; LEPESCHKIN 1924a, 137, 154). PFEFFER (1890, 246) bemerkte das unterschiedliche Verhalten der verschiedenen

Plasmaschichten, die Verwandlung der äußeren Lage zu einer „consistenten und zusammenhängenden Membran“ und die der inneren Anteile zu einer porösen Masse; er prüfte die diosmotischen Eigenschaften der koagulierten Schichten (z. B. 1877, 142) und schloß aus den von Säuren bewirkten Fällungen auf die Eiweißnatur der äußersten Plasmaschicht.

Über die Wirkung der Anionen stellt LEPESCHKIN fest (1924a, 130), daß die Salze der Chromsäure und die Osmiumsäure nicht nur den Wasserstoffionen, sondern auch den Anionen ihre starke Wirkung verdanken.

Nach КАНО (1926, 386) fördern die Anionen der Alkalisalze die Koagulation entsprechend der lyotropen Reihe

CNS > Br > I > NO<sub>3</sub> > Cl > Acetat, Tartrat > Citrat > SO<sub>4</sub>.

KLEMM (1885, 658ff.) sieht anorganische und organische Säuren in gleicher Weise wirken, jene allerdings schneller und kräftiger als diese, und beschreibt die Kontraktion, welche das nach Säurebehandlung erstarrende Protoplasma bei manchen Objekten erfährt.

Daß auch Kohlensäure dieselbe koagulierende Wirkung haben kann, ist seit KÜHNE (1864, *Tradescantia*) bekannt; KLEMM (1895, 662) und neuerdings JACOBS (1922, *Spirogyra*) kamen zu gleichen Resultaten.

Schon Säuren außerordentlich geringer Konzentration sind imstande, das Leben der Zellen in deutlich meßbaren Graden zu beeinflussen, insbesondere die Permeabilität des Protoplasmas und die Gerbstoffexosmose (vgl. CZAPEK 1911, 72). Nach KAHLENBERG & TRUE (1896) sind schon Konzentrationen von 1/6400 imstande, das Längenwachstum der Wurzeln zu hemmen. Ob auch an Zellen, die während der Säureeinwirkung ihr Wachstum fortsetzen, das Mikroskop bereits Strukturänderungen des Protoplasmas aufzudecken vermag, scheint noch nicht geprüft worden zu sein.

Daß in Zellen, die besonders empfindlich sind, durch sehr schwache Säurewirkungen Protoplasma wie Zellkerne deutlich erkennbare Veränderungen durchmachen (Ph 6.80—6.70), hat STRUGGER (1926, 463) gezeigt. —

Auch alkalische Stoffe können Fällungen hervorrufen; wir werden freilich später hören, daß andere von ihnen ausgehende Desorganisationen größere Verbreitung haben und auffallendere

Bilder zustandekommen lassen. LEPESCHKIN (1924, 130, 197 ff.) hat eine Erklärung dafür zu geben versucht, daß sehr schwache Laugen keine fällende oder anders geartete Giftwirkung auf das lebendige Protoplasma ausüben, während stärkere Konzentrationen Fällungen und Tod, noch stärkere aber Lösung und Schwellung bewirken.

Weiterhin werden Erstarrung und Koagulation hervorgerufen durch freie Halogene, zumal Jod, durch Glykoside, z. B. Saponin, durch Alkaloide und Narkotika (vgl. LEPESCHKIN 1911, 255; 1924, 130 ff., 200 ff.; 1927 a, b).

Darauf, daß Anilinfarbstoffe eine Koagulationswirkung haben, scheinen manche Beobachtungen PFEIFFERS hinzuweisen (1886). PFEIFFER (1928, 431) beschäftigte sich mit der koagulierenden Wirkung starker Lösungen von Methylenblau (Gelbildung in kieselolhaltigen Zellen). Es scheint nicht ausgeschlossen, daß Neutralrot fördernd auf die Vorgänge wirkt, die zu spontaner Vakuolenkontraktion führen (s. o. S. 31 ff.) und daß auch hierbei eine koagulierende Wirkung im Spiele ist. Für die Wirkung des Farbstoffes auf die Kontraktion der Vakuole sprechen auch WEBERS neue Befunde an *Helodia* (1929 c — nach freundlicher brieflicher Mitteilung).

**Wirkung der Temperatur.** — Durch Anwendung mäßig hoher Temperaturgrade ( $42^{\circ}$ ) gelingt es nach LEPESCHKIN (1923; 1924, 125) an *Spirogyra*, den Vorgang der Koagulation zeitlich so stark zu strecken, daß man vier Stadien unterscheiden kann: die erste Phase erschließt LEPESCHKIN aus einer Steigerung der Permeabilität des Protoplasmas für Wasser und die in ihm gelösten Stoffe; das zweite wird durch Ausfällung zahlreicher Körnchen in den peripherischen Schichten, das dritte durch Koagulation der Chloroplasten, das vierte durch ebensolche des gesamten Protoplasmas gekennzeichnet.

Wie sich die Vorgänge der Hitzekoagulation durch Narkotika, durch Säuren und Salze beeinflussen lassen, haben z. B. LEPESCHKIN (1911, 255) und KAHN (1921, 1924 a, b, 1926) studiert; über die bei hoher Temperatur ( $60^{\circ}$ ) wahrnehmbaren Absterbeerscheinungen berichtet KEMMER (1928). Auf weitere Literatur macht z. B. HEILBRUNN (1928) aufmerksam.

**Wirkung des Lichtes.** — Auch durch Bestrahlung mit ultravioletttem Lichte läßt sich das Protoplasma zur Koagulation bringen (vgl. LEPESCHKIN 1924, 129); an *Spirogyra* und Wurzelhaaren stellten GIBBS (1926) und ADDOMS (1927) Versuche an.



Wirkung mechanischer Eingriffe. — Auf die Koagulation durch mechanische Eingriffe hat namentlich LEPESCHKIN hingewiesen (1910, 93, 97, 384; 1924, 126ff.; 1927 u. a.). Er findet Ähnlichkeiten zwischen den Veränderungen des mechanisch angegriffenen Protoplasmas und den Zersetzungen der Explosivstoffe.

Nach LEPESCHKIN ist das Protoplasma der Spirogyren gegen mechanische Einwirkungen aller Art, namentlich in seinen äußeren Schichten besonders empfindlich: beim Druck auf das Deckglas koagulieren diese, und die inneren Anteile werden, wenn die Koagulation sich mit Kontraktion verbindet, bloßgelegt und herausgequetscht. Ein deutliches Fortschreiten der Koagulation von außen nach innen beschreibt derselbe Autor (1926b, 17) auch für isolierte *Bryopsis*-Protoplasmatropfen; zuerst werden die äußeren Lagen zu einer „Koagulationsgallerte“, später die inneren; schließlich sind die ganzen Tropfen grobkörnig.

Gleichzeitige Verabfolgung giftiger Stoffe verstärkt die koagulierende Wirkung mechanischer Angriffe (LEPESCHKIN 1927). Extreme hohe und tiefe Temperaturen und starke Belichtung vermögen das Eintreten der mechanischen Koagulation zu beschleunigen (LEPESCHKIN 1927b).

Jede Deformation ist nach LEPESCHKINS Auffassung geeignet, „mechanische Koagulation“ hervorzurufen; Plasmaballen, die von verletzten *Vaucheria*-Schläuchen ausgestoßen werden, bilden bei sanfter Behandlung nach LEPESCHKINS Annahme eine Haptogenmembran an ihrer Oberfläche, bei rauher Behandlung eine feste Erstarrungsschicht (PROWAZEK 1907). Plasmolyse und Deplasmolyse wirken nach LEPESCHKIN schädigend auf den Zelleninhalt in erster Linie durch die von ihnen bewirkte Deformation, die bei schnellem Verlauf der osmotischen Kontraktion Endoplasma und Ektoplasma zusammenfließen läßt; langsam vollzogene Plasmolyse sei unschädlich (1927). Welche Umstände in der intakten oder der langsam plasmolysierten Zelle die beiden von LEPESCHKIN beobachteten Plasmaschichten getrennt erhalten, wird nicht erklärt.

Nach LEPESCHKIN hat auch ILJIN (1927) auf den schädlichen Einfluß der Deformation nachdrücklich hingewiesen. Starke Entwässerung — wie sich selbst bei sehr weit getriebener Plasmolyse zeigt — läßt die Zelle am Leben, während die mechanische Deformation und das Zerreißen des Protoplasmas, wie es

beim Eintrocknen der plasmahaltigen Zelle erfolgt, ihr das Leben nehmen (s. o. S. 43).

Ich kann mich LEPESCHKINS Auffassung von der weitreichenden Bedeutung der Deformation und von der hohen Empfindlichkeit des Protoplasmas gegen eine solche nicht anschließen; es lassen sich durch Auffangen des Protoplasmas in Kapillaren, durch mechanische Deformationen kontrahierter Protoplasten zwischen Objektträger und Glasnadel und durch mancherlei andere Eingriffe sehr auffallende und sich sehr schnell abspielende Deformationen herbeiführen, und immer noch bleibt sogar die äußerste Schicht der Protoplasten lebendig, flüssig und fusionsfähig (LOREY 1929). Wenn jedoch LEPESCHKIN (1910, 391) hinzufügt, daß es „einer gründlichen Mischung der Plasmastoffe“ bedürfe, um eine Koagulation der Plasmaschichten hervorzurufen — LEPESCHKIN spricht einmal (1924, Fig. 13) sogar von dem Zusammenfließen des Protoplasmas und der Chloroplasten —, so darf ich hinzufügen, daß weder Plasmolyse, noch Zentrifugenbehandlung im allgemeinen geeignet scheinen, diese von LEPESCHKIN geforderte Mischung herbeizuführen. Es wird schwer sein, mit LEPESCHKINS Lehre von der mechanischen Koagulation nach Deformation z. B. das Verhalten des Protoplasmas der *Vaucheria*-Gallen in Einklang zu bringen, deren lebendiger Inhalt nach ROTHERT (1896, 556) von dem gallenerzeugenden Rädertier *Notommata Werneckii* abgeweidet und durch das Wimperspiel des Tieres in kleinste intravakuoläre Partikel zerspritzt wird, die ROTHERT im Zellsaftraume allmählich vergehen sah (1896, 557, 558); von Koagulation sah ROTHERT trotz der vom Zetidozoon bewirkten Durchrührung des Zellinhaltes nichts, obschon nach LEPESCHKIN gerade *Vaucheria*-Plasma stark zu mechanischer Koagulation neigt. Auch an die im normalen Protoplasma wachsender Siphoncen (*Bryopsis*) von NOLL (1903, 336) beobachteten Wirbelbewegungen wäre hier zu erinnern. A. MEYER (1920, 421) erklärt einmal das Protoplasma für eine optisch und physiologisch homogene Flüssigkeit; es sei eine „ohne Schaden durcheinanderquirlbare Flüssigkeit“ (1920, 438); ich glaube mich eher seiner als LEPESCHKINS Auffassung anschließen zu dürfen.

Bei aller Widerstandsfähigkeit, welche das Protoplasma der *Vaucheria* den Angriffen des Rädertiers *Notommata* gegenüber zeigt, bleibt trotzdem ihr Inhalt zum Studium mechanischer Koagulationen hervorragend geeignet. Nach Trauma bildet

*Vaucheria* ebenso wie andere Siphoneen erstaunlich große, derbe Koagulationspfröpfe, mit welchen die Wunden verschlossen werden können, solange sie nicht allzu groß sind. Bei *Valonia* entsteht an jeder Stichwunde, die man einer turgeszenten Zelle beibringt, ein wasserheller Koagulationspfropf, der auch einem mechanischen Drucke, den man auf die Zelle ausübt, als leistungsfähiger Wundverschluß zu widerstehen und die fortschreitende Entleerung der Blase zu verhindern vermag (KÜSTER 1903, 13). Bei *Bryopsis* sieht man zuweilen in den Stümpfen durchschnittener Schläuche große feste Pfröpfe entstehen, die vor den Augen des mikroskopierenden Beobachters als körnige Massen ausfallen, in ihrem Inneren zusehends heranwachsende Kristalle entstehen lassen und die ganze Breite des Zellenschlauches in Anspruch nehmen (KÜSTER 1899): welche äußeren und inneren Bedingungen das auffallende Phänomen so selten machen, ist nicht bekannt. Über ähnliche Koagulationspfröpfe an Schlauchalgen (NOLL 1887) und Charazeen (LINSBAUER 1929, 581), über entsprechende Erscheinungen an Brennhaaren (KALLEN 1882; KÜSTER 1925, 163) und in Milchröhren (KÜSTER 1925, 163) ist schon wiederholt berichtet worden. Die Zellen der Saprolegniaceen verdienen in gleichem Sinne eingehend geprüft zu werden.

Koagulationsvorgänge, die sich am Rande einer Protoplasma-wunde abspielen, sind zwar imstande, eine solche zu schließen; aber eine Heilung bewirken sie nicht, wofern wir unter einer solchen die Wiederherstellung der lebendigen Kontinuität eines normal gebauten Protoplasmas verstehen. Es bedarf erneuter Prüfung, ob diejenigen Siphoneen, die die Wundränder ihrer Protoplasten zusammenneigen und sich zusammenschließen lassen, hierbei ohne Koagulation und ohne Preisgabe noch so schmaler, wundrandständiger Plasmaanteile die Heilung vollziehen, oder ob bei ihnen ebenso wie bei den oben geschilderten Metaphytenzellen eine solche Preisgabe erfolgt. Die schönen Abbildungen, mit welchen KLEMM (1894b, Taf. VI) den Wundverschluß für das Protoplasma der Valonien beschreibt, dessen kreisrund gespannte Wundöffnung sich zusehends verengert wie die Öffnung einer sich schließenden Irisblende (vgl. auch JOST 1929), geben über Vorhandensein und Wirkung koagulierter Randsäume keinen Aufschluß. —

Kräftige mechanische Angriffe auf nicht verwundete Zellen und starke Deformationen hat LOREY (1929) beobachtet; ihm

gelang es, plasmolytisch kontrahierte Protoplasten, die nicht mehr miteinander zu verschmelzen imstande waren oder zum mindesten der Verschmelzung Widerstand zu leisten schienen, durch Massage, d. h. wiederholte kräftige Druckbehandlung fusionsfähig zu machen. Vielleicht bewirkt die Massage eine lokale Zerstörung der oberflächlichen Erstarrungslamelle, deren Festigkeit vorher eine Verschmelzung unmöglich gemacht hatte; vielleicht vermag aber auch der starke Druck die festen Oberflächenschichten wieder zu verflüssigen (s. u. S. 132).

Als mechanische Koagulation sind weiterhin Vorgänge beschrieben worden, die sich in völlig intakten, weder plasmolysierten, noch mechanischem Druck ausgesetzten Zellen abspielen können, wenn sie von einem traumatischen Reiz getroffen werden, der von einer benachbarten Wundstelle her zu ihnen geleitet wird. Namentlich BÜXNING (1926b, 5ff.) ist dem Vorgang dieser Plasmaerstarrung nachgegangen. Bei ihr sind ähnliche Stadien unterscheidbar, wie sie LEPESCHKIN für die durch hohe Temperaturen bewirkte Koagulation beschrieben hat. Selbst in Anteilen, die durch mehrere Zellenlagen von der Wundfläche getrennt sind, tritt noch Koagulation ein. Daß die äußeren Schichten des Protoplasmas sich anders verhalten als die inneren und dem Koagulationstode eher verfallen als diese, deutet BÜXNING nicht als die Folgen einer ungleichen Widerstandsfähigkeit der Plasmaschichten, sondern nur als die Wirkung des Umstandes, daß die äußeren Schichten durch ihre Lage dem Wundreiz mehr ausgesetzt sind als die inneren. An der dem Trauma zugewandten Seite ist die Koagulation stärker als an der entgegengesetzten.

Die Gerinnung des Protoplasmas, welches die wundseitigen Anteile der Membran bedeckt, bewirkt die Erscheinung der „halben Plasmolysen“ (KÜSTER 1929a): auf der dem Trauma zugewandten Seite tritt auch nach Zusatz stark wasserentziehender Mittel keine Plasmolyse ein; auf derselben Seite liegen auch die in Fig. 28 gezeigten, während der Plasmolyse absterbenden Plasmaanteile stark geschädigter Zellen. Auf der dem Trauma abgewandten Seite vollzieht sich die Plasmolyse in normaler Weise (Fig. 28).

Lokale Koagulation nach lokalisierter Druckwirkung und lokale Plasmolyse lassen sich auch an *Spirogyra*-Zellen hervorrufen (LEPESCHKIN 1910, 390).

Mit ähnlichen Koagulationserscheinungen hängt es wohl zusammen, daß bei Plasmoschise und Vakuolenkontraktion die Zellsaftblase am wundseitigen Pole der Zelle wenig oder gar nicht aus ihrer normalen Lage rückt, an dem anderen aber großen Abstand von der Membran erreichen kann (vgl. oben S. 33).

Welcher Art die Reize sein mögen, welche vorzugsweise an der dem Trauma zugewandten Seite eine besonders starke Koagulation veranlassen, ist noch ebensowenig geklärt, wie die Frage nach den Ursachen der Traumatotaxis des Plasmas (s. o. S. 80).

**Verlust der Fusionsfähigkeit getrennter Protoplastenstücke.** — Wir hörten bereits im ersten Kapitel, daß die Teilstücke von Protoplasten, die durch Plasmolyse oder durch mechanische Zerstückelung und mit Hilfe mikrochirurgischer Instrumente gewonnen worden sind, wieder miteinander verschmelzen können, wenn man sie gewaltsam einander nähert oder auf dem Wege der Deplasmolyse einander entgegenschwellen läßt.

Namentlich dann, wenn man das Plasmolytikum eine Reihe von Stunden auf den Zelleninhalt wirken läßt, stellt sich aber heraus, daß die Protoplastenteilstücke entweder nur durch beträchtlichen mechanischen Druck zum Verschmelzen gebracht werden können, oder daß sie ihre Fusionsfähigkeit vollständig verloren haben. Wir schließen aus diesem Verluste, daß die Oberfläche der Protoplastatropfen wesentliche Veränderungen erfahren hat, und daß ihr Aggregatzustand nicht mehr der normale sein kann: solange die Protoplasten auch an ihrer Oberfläche noch flüssig sind, tritt bei Berührung oder bei leichtem Drucke Fusion ein: ist eine noch so dünne Oberflächenschicht erstarrt, so kann keine Fusion mehr erfolgen. Selbst sehr bescheidene Grade der Plasmaerstarrung, die auf anderem Wege schwer nachzuweisen sind, werden mit Hilfe der Fusionsmethode (KÜSTER 1910a) erkannt werden können.

Durch Anwendung verschiedener Plasmolytika läßt sich der Einfluß des den Protoplasten außen umspülenden Mediums auf die Schnelligkeit ermitteln, mit welcher der Erstarrungsprozeß einsetzt und fortschreitet. MISSBACH (1928) hat gezeigt, daß die bei Plasmolyse entstandenen Protoplastenstücke je nach den fallenden Wirkungen des angewandten Plasmolytikum verschieden lange fähig bleiben, nach Deplasmolyse miteinander zu verschmelzen: nach Behandlung mit  $n\text{-KNO}_3$  bleiben die



Protoplasten von *Helodea* sieben Stunden, nach Anwendung von  $n\text{-Ca}(\text{NO}_3)_2$  nur drei Stunden fusionsfähig.

LOREY (1929) vermied die Fehlerquelle, die in der Plasmolyse und Deplasmolyse zu liegen scheint: wenn durch diese eine soeben entstandene feste Oberflächenlamelle allzu stark gespannt wird, könnten in ihr vielleicht Risse entstehen, welche die Fusionsfähigkeit der Protoplastatropfen wieder herstellen. LOREY brachte daher die Teilstücke seiner Protoplasten (*Allium cepa*) ohne osmotische Schwellung lediglich durch mechanische Behandlung einander näher und stellte fest, daß bei Anwendung dieser Methode die Protoplastenteilstücke sich schon früher fusionsunfähig zeigen, bzw. daß die Deplasmolyse ihre Fusionsfähigkeit in den Versuchen früherer Autoren innerhalb bestimmter Zeiträume wieder herzustellen vermocht hat. In  $n$ -Rohrzucker behalten die Protoplasten nach LOREY ihre Fusionsfähigkeit nur 6 Stunden, während KÜSTER bei Anwendung der Deplasmolyse-methode noch nach 15 Stunden Verschmelzungen eintreten sah. In  $n\text{-KNO}_3$  bleibt in LOREYS Präparaten die Oberfläche der Protoplasten nur  $1\frac{1}{2}$  Stunden fusionsfähig, während in  $n\text{-Ca}(\text{NO}_3)_2$  niemals eine Fusion herbeigeführt werden konnte.

Durch Behandlung mit alkalischen Mitteln wird es vielleicht gelingen, die Fusionsfähigkeit langsam erstarrender Protoplasten noch länger zu erhalten oder sie vielleicht wieder herzustellen; KÜSTERS Versuche verliefen negativ. LOREY konnte durch Behandlung mit Chloralhydrat die Fusionsfähigkeit seiner Protoplastenstücke auffallend lange erhalten: in  $n$ -Rohrzucker + 0,5% Chloralhydrat bleiben die Teilprotoplasten mehr als dreimal solange fusionsfähig wie in reiner Rohrzuckerlösung.

Osmotische Schwellung nach Oberflächenerstarrung. — Auch dann, wenn sich an plasmolytisch kontrahierten Protoplasten nichts von einer verfestigten Oberflächenschicht erkennen läßt, wird eine solche erweisbar, wenn man durch Behandlung mit einem hypotonischen Medium den Protoplasten zu osmotischer Schwellung bringt. Man sieht alsdann, daß die erwartete gleichmäßige Ausdehnung ausbleibt, und daß stellenweise Plasma- und Zellsaftblasen an seiner Oberfläche bruchsackartig hervorquellen. Wir schließen aus der Erscheinung, daß die Oberfläche des Protoplasten nicht nur erstarrt, sondern auch zu wenig dehnbar ist, um nach Steigerung des hydrostatischen Innendruckes sich entsprechend der Volumenzunahme des Inhaltes

strecken zu können: sie reißt und zerbricht, und der Inhalt schwillt an der Reißstelle in ähnlicher Weise hervor, wie wir es früher für Zellen beschrieben haben, die einen Teil ihres plasmatischen Inhalts durch einen Riß der Zellulosewand plasmoptytisch von sich geben (s. o. S. 85ff).

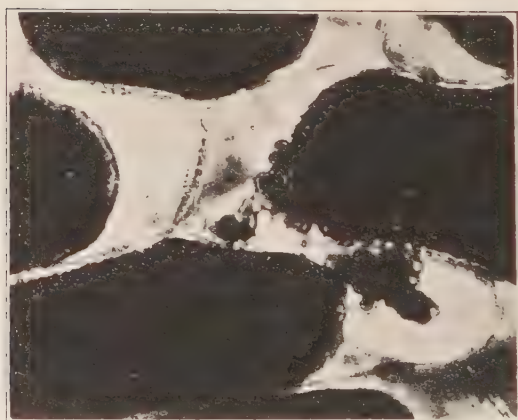
Man kann durch Zugabe eines hypotonischen Mediums jederzeit in der beschriebenen Weise den Zustand der Protoplastenoberfläche auf seine Festigkeit prüfen. Ein anderes Verfahren besteht darin, daß man die Protoplasten in dem angewandten Plasmolytikum sich selbst überläßt. Hat man als solches eine das Protoplasma schnell permeierende Substanz gewählt, so wandert diese im Laufe einiger Stunden reichlich genug in die Zelle ein, um den osmotischen Druck des Zelleninhalts und seine Wasserfülle höher steigen zu lassen, als die Erstarrungsmembran ertragen kann, ohne zu reißen. Eben solche osmotische Wirkungen lassen sich auch ohne Endosmose durch Bildung osmotisch wirksamer Stoffe in der Zelle selbst erklären und herbeiführen (Anatonose nach RYSELBERGHE 1899 und ILJIN 1923).

Die Bilder, welche die gesprengten und ihren Inhalt heraus-sprudelnden Protoplasten gewähren, sind sehr mannigfaltig. Die austretenden Massen entsprechen entweder einer einzigen großen Zellsaftblase — oder es perlen viele kleine kugelige Vakuolen (Fig. 33b) hervor — oder es werden traubige Aggregate von Zellsaftblasen oder lange wurstartige Vakuolenreihen entleert, deren Windungen durchaus an die beim Platzen umhäteter Zellen abgegebenen Plasmamassen erinnern — oder es erscheinen ansehnlich große, plasmareiche Kugeln, die ihrerseits zwischen der Membran und der Hauptmasse des Zelleninhalts (Fig. 33a) schwimmen und im Sinne systrophischer Plasmaballung (s. o. S. 72) oder durch mehr oder minder weitgehende Vakuolenfurchung sich im weiteren Verlauf der Dinge verändern können. Nicht nur an einer, sondern an zwei oder mehr Stellen, an einem wie an beiden Polen des Protoplasmanemiskus können Ruptur und Plasmaabgabe erfolgen; bevorzugt sind oftmals die Zonen, an welchen der Plasmazyylinder sich von der Zellulosewand abhebt, und seine freiliegende Rundung beginnt. Bei anthozyanreichen Zwiebelsorten (Braunschweiger Dunkelrote u. a.) fällt zuweilen die helle Farbe der ausgestoßenen Kugel auf, die auf starke Wasseraufnahme nach endosmotischer Aufnahme des außen zugeführten Stoffes schließen läßt (drei Tage n-NaCl).

Der erste, der Bildungen solcher Art an plasmolysierten Zellen gesehen und beachtet hat, scheint NÄGELI gewesen zu



a



b

Fig. 33. Ausperlen von Protoplasma- und Zellsaftblasen nach Erstarrung der Oberflächenschicht des Protoplasten. *a* Auftreten anscheinlich großer Plasmakugeln; *b* Aussprudeln zahlreicher kleiner Blasen; Epidermiszellen von *Allium cepa*. — Original.

sein (1855, Taf. 2, Fig. 5, 6, 8). Weiterhin wäre auf die Mitteilung von DE VRIES und seine Abbildungen zu verweisen (1885, 501,

Tab. 23). Dieselbe Erscheinung hat KLEBS (1888, 529, 530) ausführlich für die plasmolytisch kontrahierten, neu umhäuhteten und hiernach kräftig wachsenden Protoplasten von Algenzellen beschrieben: Bei *Zygnema* wurden aus dem Zellenkörper Plasma-blasen herausgedrückt, die auch ihrerseits sich umhäuhten und bei weiterem Wachstum des Zellenleibes wie selbständige umhäuhtete Kammern zur Seite gedrängt und deformiert werden. Ähnliches beschreibt KLEBS (1888, 535, 554) für *Oedogonium* (Taf. 5, Fig. 34 bis 37) und *Cladophora* (1888, 537).

Das Herausperlen der Vakuolen aus dem Protoplasma-leib scheint der „pinching-off“-Reaktion, die CHAMBERS & REZNIKOFF (1926) an verletzten Amöben eintreten sahen, vergleichbar zu sein; auch mit den „eruptiven“ Pseudopodien mancher Amöben wären unsere Plasmabildungen zu vergleichen.

Kontraktion. — Mit der Koagulation des Protoplasmas ist oftmals eine ergiebige Kontraktion der toten Substanz verbunden. Diese Erscheinung ist jedem Mikroskopiker von dem Aussehen „schlecht fixierter“ Präparate bekannt. Ganze Organe und einzelne Zellen verkleinern sich in leicht meßbarem Grade unter dem Einfluß der angewandten Fixiermittel (vgl. z. B. STÖLTZNER 1906, ROMEIS 1928, 45; dort weitere Literatur). Alkohol und „starker Flemming“ wirken stark zusammenziehend und deformierend. Verschiedene Objekte und Zellen verschiedenen Alters werden dabei durch die nämlichen Fixiermittel in verschieden hohem Grade deformiert: das Plasma alter Zellen wird besser in seiner Form erhalten als das der jungen (vgl. z. B. KLEMM 1895, 642; SCHAEDE 1928, 151).

Auch unabhängig von den Wirkungen der Fixiertechnik hat das Phänomen der Plasmakontraktion seit HOFMEISTER (1867, 9ff.) die Zellenforscher oftmals beschäftigt. Eingehende Beachtung hat wohl zuerst DE VRIES der Kontraktion des sterbenden Protoplasmas geschenkt (1885, 471ff., 526ff.): bei langsamem Tode tritt sie ein (vgl. auch HOFMEISTER 1867, 11, KLEMM 1895, 639 u. a.), durch schnellen Tod läßt sie sich oft vermeiden.

KLEMM (1895) hat die Erscheinungen der Kontraktion sterbenden oder toten Plasmas auf Grund der Osmometererfahrungen zu erklären versucht. Es ist anzunehmen, daß andere Faktoren als osmotische Wasserentziehung durch hypertonische Medien zu Hilfe zu ziehen sein werden. Aus den Erfahrungen der Fixiertechnik wäre in diesem Zusammenhang daran zu erinnern, daß

die Versuche, durch Anwendung der mit den Gewebesäften isotonischen Fixiermittel die Kontraktionserscheinungen zu beseitigen, keineswegs befriedigende Ergebnisse geliefert haben. Wahrscheinlich handelt es sich bei der Kontraktion des absterbenden Protoplasmas um dieselben Wasserabgabephänomene, die für tote Kolloide als Synaerese beschrieben worden sind. —

Die Einzelheiten der Protoplastenform bleiben bei der Kontraktion oftmals überraschend gut erhalten, wie man an *Allium*-Zellen nach Behandlung mit Schwefelsäure selbst an zerstückelten Zellen, deren Inhalt einer plasmolytischen Kontraktion nicht mehr fähig ist, erkennen kann: die plasmatischen Tüpfelfüllungen bleiben wie Ausgüsse von Hohlformen erhalten.

Besonders oft sind die nach allerhand Eingriffen in das Zellenleben auffälligen Verkürzungen der Chloroplasten von *Spirogyra* beschrieben worden, die nicht nur als kapillare Abrundung flüssiger lebender, sondern auch als Kontraktion absterbender oder toter, erstarrender oder fester Organe zu verstehen sind (vgl. z. B. FAMINTZIN 1867, 39. PRINGSHEIM 1879, 357; KLEBS 1888, 557 u. a.; von späteren Autoren z. B. CHIEN 1917; SCARTH 1922, 1924a; LAPICQUE 1922, 1924). Wir nahmen bereits oben bei Behandlung der Plasmoschise Gelegenheit, auf die Kontraktion der *Spirogyra*-Chloroplasten hinzuweisen und nannten einige Autoren, die sich mit ihr beschäftigt haben.

Erneute Untersuchung der Kontraktionserscheinungen verdient am lebenden oder noch im Absterben begriffenen Zellenmaterial aufgenommen zu werden. Es wäre namentlich zu prüfen, unter welchen Umständen mechanische und chemische Angriffe imstande sind, eine Gerinnungskontraktion herbeizuführen, ohne dem gesamten Protoplasma das Aussehen und alle Kennzeichen des Lebenden zu nehmen. An *Rhoco*-Epidermen treten nach traumatischer Reizung Kontraktionen des Zellinhaltes auf, bei welchen der Anthozyangehalt der Zelle erhalten bleibt, andere Stoffe aber zusammen mit reichlichen Mengen von Wasser nach außen abgepreßt werden (KÜSTER 1929). Hiernach können Kontraktionen sich auch an Protoplasten abspielen, in welchen mindestens die Vakuolenhülle noch lebt, d. h. für den roten Farbstoff nicht durchlässig geworden ist. Ähnliche Erscheinungen der Kontraktion werden voraussichtlich auch imstande sein, die Vorgänge der Vakuolenkontraktion zu erklären, sowie



diese oder jene der als anomale Plasmolyken beschriebenen Erscheinungen.

Die Kontraktion absterbender Protoplasten schreitet nicht immer an allen Teilen der Zelle in gleicher Weise voran, so daß Formunterschiede zustande kommen können, wie wir sie bereits von der plasmolytischen Kontraktion lebender Protoplasten her kennen. KLEMM (1895, 639) beschreibt Zellen von Haaren, in welchen das absterbende Protoplasma sich zwar von den Längswänden der Zelle zurückzieht, an den Querwänden aber noch haften bleibt. PRINGSHEIM (1879 bis 1881, 333) beschreibt eingehend, wie an den Längswänden der *Nitella*-Zellen das absterbende, sich kontrahierende Protoplasma sich verschiedenartig formen kann: an den von dem Forscher belichteten Stellen bleibt das Protoplasma der Zellwand angeschmiegt, an den übrigen hebt es sich kontraktiv ab.

Ich möchte in diesem Zusammenhang einer Erscheinung gedenken, die an dem ebenso ausgedehnten wie dünnen Protoplasmaschlauch der *Valonia* zu beobachten ist. JOST (1929) beschreibt den Zerfall zu einem Netz, der an dem Protoplasma nach Behandlung mit wasserentziehenden Mitteln, namentlich mit Kalksalzen (1 Mol  $\text{CaCl}_2$ ) eintritt — erst entstehen im Plasma kleine kraterähnliche Eindellungen, dann werden kleine und große Löcher in ihm wahrnehmbar. Ist das Netz erst einmal gebildet, „so erfolgt früher oder später unter allgemeiner Kontraktion die Lösung von der Wand und schließlich findet man in weitem Abstand von der Zellwand ein völlig zusammengeschnurrtes Plasma“ (1929, 7). Vielleicht sind diese an besonders dünnen plasmatischen Lamellen beobachteten Zerreißungsvorgänge vergleichbar den die Chromatophoren zahlreicher Meeresalgen kennzeichnenden Perforationen oder den an Zellkernen wiederholt beobachteten Lochbildungen (vgl. z. B. LINSBAUER 1927; GOLDSTEIN 1928; zusammenfassender Bericht bei TISCHLER 1921, 22, 13). JOST bringt den Zerfall des Protoplasmaschlauches zu einem Netz vermutungsweise mit der Wirkung der Ca-Salze auf die Oberflächenspannung des Protoplasmas in Zusammenhang. Auch Schädigungen anderer Art können dieselben Erscheinungen hervorrufen wie Behandlung mit  $\text{CaCl}_2$  (JOST 1929, 10; vgl. auch KÜSTER 1904, 388); doch nur durch diese kann die Netzbildung mit zuverlässiger Sicherheit hervorgerufen werden. In NaCl-Lösungen können die der Plasmanschicht geschlagenen Lochwunden wieder heilen (JOST).

Reversible Erstarrung. — Es ist zur Zeit noch nicht möglich, zwischen den verschiedenen Stufen der Härtung und der Verfestigung, die das Protoplasma durchmachen kann, zu unterscheiden und Viskositäts-erhöhung von Koagulation (vgl. LEPESCHKIN 1924, 119) und anderen ähnlichen Vorgängen zuverlässig zu trennen. Wir wollen daher auch bei der Frage nach der Reversibilität der in Betracht kommenden Veränderungen im kolloidalen System des Protoplasma: keine Trennung zwischen den verschiedenen hier in Betracht kommenden Vorgängen der Härtung usw. versuchen.

Daß Viskositätsänderungen reversibel sein können, ist erwiesen (vgl. z. B. PFEFFER 1890, 255; HEILBRUNN 1928,). Die Entscheidung der Frage, ob auch weitergehende Verfestigungen des Protoplasmas rückgängig gemacht werden können, stößt auf Schwierigkeiten; nur ausnahmsweise wird es möglich sein, zu entscheiden, ob erhärtete, noch lebende Anteile des Protoplasmas durch rückläufige Veränderungen ihrer Substanz wieder zum status quo ante zurückkehren, oder ob die lebendige Zelle jene Anteile und vielleicht sogar bereits abgestorbene auf irgendeinem Wege beseitigt und deren Substanz vielleicht wieder in ihren Stoffwechsel aufnimmt.

Daß Koagulationen auf die eine oder andere Weise schwinden können, ist nach LEPESCHKIN sicher. Er findet, daß namentlich bei Hitzekoagulation der Nachweis dafür zu erbringen ist, und daß leichte Grade der Koagulation reparabel sind. Eingehende Schilderung hat der Wärmestarre, d. h. dem durch hohe Temperatur (über 35°) bewirkten Stillstand der Protoplasmaströmung bei den Charazeen HILLE RISS LAMBERS (1926) geschenkt: das Plasma gelatiniert und koaguliert schließlich — von der Zahl der koagulierenden Teilchen hängt es dabei ab, ob die Koagulation reversibel bleibt oder irreversibel wird. Ähnliches dürfte für die durch mechanische Angriffe bewirkten Veränderungen gelten; Protoplasmatropfen von *Bryopsis*, die in Meerwasser durch mechanischen Druck zur „mechanischen Koagulation“ gebracht und so zähe geworden waren, daß sie kein Abrundungsbestreben mehr zeigten, wurden nach LEPESCHKIN nach Süßwasserzusatz „sofort wieder flüssig“ und nahmen Kugelgestalt an (1926, 19); die Beobachtung wäre freilich auch ohne Annahme einer Reversion der Verfestigungsprozesse erklärbar.

BÜNNING (1926) diskutiert die Möglichkeit einer Reversion mechanisch bewirkter Koagulation, und ALBACH (1928, 426)

geling es, in traumatisch insultierten Zellen reversible Veränderungen nachzuweisen, die möglicherweise als Vorstufe zu traumatischen Koagulationen zu deuten sind; er zeigte, daß das Protoplasma der durch Druck oder durch Knickung gereizten Zellen (*Allium cepa*) sich mit Eosin intra vitam schneller färbt als das ungereizter Zellen; nach einer Erholungszeit von 3 bis 8 Tagen war das Verhalten der Zellen gegenüber dem Farbstoffe wieder normal. ALBACH spricht die Vermutung aus, daß die elektrischen Werte des Protoplasmas sich durch das Trauma ändern und mit ihnen die Eosinfärbbarkeit der lebendigen Substanz. Der Satz A. MEYERS, nach welchem lebendes Protoplasma sich niemals intra vitam färbt (1920, 478), kann nicht aufrecht erhalten werden; auch daß durch jede Vitalfärbung das Protoplasma „krank“ gemacht und dem Tode nahe gebracht würde, ist nicht zu erweisen. Hiernach hat die erwähnte Feststellung besonderes Interesse, daß reversible mechanische Schädigungen vorübergehend erhöhte Vitalfärbbarkeit veranlassen können.

Über die Reversibilität der durch chemische Agenzien bewirkten Plasmahärtungen geben namentlich die mit Aluminiumsalzlösungen angestellten Versuche Aufschluß. SZÜCS (1913, 277 ff.) konnte zeigen, daß bei Darreichung nicht allzu schwacher Al-Dosen das erstarrte Protoplasma wieder flüssig wird; bei Behandlung mit schwächeren Lösungen bleibt die Starre bestehen, bei allzu starken kommt sie nicht zustande. Nicht nur die Wirkungen des Al auf die Zentrifugierbarkeit des Zellinhaltes (SZÜCS), sondern auch die an der Plasmolyseform erkennbaren sind umkehrbar: bei *Helodea* erreicht 0,2 % Al Cl<sub>3</sub>-Lösung bei 15 Minuten das Maximum ihrer härtenden Wirkung; dann sinkt diese wieder und ist nach 25 Minuten nicht mehr erkennbar (MISSBACH 1928, 332).

Von großem Interesse ist die Reversion der durch Alkalisalze hervorgerufenen Fällungen, die CHOLODNY (1923) unter dem Einfluß eines Antagonisten wieder schwinden sah. In Wurzelhaaren von *Trianea* werden bei Behandlung mit KCl-Lösungen noch vor Ablauf einer Stunde zumeist an der Spitze feste Plasmagerinnel sichtbar; verabfolgt man den Zellen rechtzeitig CaCl<sub>2</sub> oder eine Mischung KCl + CaCl<sub>2</sub>, so beginnt sich die bereits zum Stillstand gebrachte Protoplasmaströmung wieder zu regen, und das Gerinnel verflüssigt sich — freilich nicht immer ganz restlos, indem ein kleiner Teil von ihm bis zu dem durch Aushungern folgenden Tod der Zelle erhalten bleiben kann.

Umkehrbar sind auch die durch Narkotika bewirkten Veränderungen, bei welchen LEPESCHKIN freilich nur von einem „Anflug von Koagulation“ spricht (1924). —

Thixotropie. — Bei Besprechung der reversiblen Plasmawandlungen muß auch der Thixotropie gedacht werden — der Erscheinung, daß ein zu einem Gel erstarrtes Sol durch Schütteln wieder verflüssigt werden kann, und daß es hiernach wieder von selbst zu einem Gel wird (vgl. z. B. FREUNDLICH 1928: dort weitere Literatur). Läßt sich die an toten Solen und Gelen beobachtete Wandlung auch an belebten plasmatischen wiederfinden?

Mit mikrochirurgischen Instrumenten ist es durch Anstechen der Zellen und durch Umrühren des lebendigen Zellinhaltes an tierischen Zellen bereits wiederholt gelungen, thixotrope Veränderungen herbeizuführen.

Botanischerseits sind analoge Erscheinungen zur Klärung wichtiger Phänomene bereits vermutungsweise herangezogen worden (BOAS 1928, 43); doch fehlt es noch an dem Nachweis, daß tatsächlich durch mechanische Eingriffe pflanzliches Protoplasma sich reversibel verflüssigen ließe und spontan wieder erstarren könnte. Nach FREUNDLICHs Annahme (1928, 298) gehören die von PFEFFER (1890, 255) beobachteten Erscheinungen des Kohäsionswechsels des Schleimpilzprotoplasmas in diesen Zusammenhang.

TIMMEL (1927, 209) legt sich die Frage vor, ob kräftige Zentrifugenbehandlung bereits instande ist, die Zähigkeit pflanzlichen Protoplasmas im Sinne thixotroper Verflüssigung zu verändern; daß eine Verflüssigung solcher Art jedenfalls an der Plasmolyseform nicht erkannt werden kann, geht für die Schließzellen aus WEBERS Beobachtungen hervor (1927, 306); BASSARSKAIA (1928) fand freilich die Plasmolysierbarkeit der Zellen nach Zentrifugenbehandlung verändert.

Ob es sich bei LOREYS Versuchen (1929), plasmolysierten Protoplastenteilstücken durch „Massage“ ihre Fusionsfähigkeit wiederzugeben, um thixotrope Wirkungen handeln mag, muß dahingestellt bleiben.

KÜSTER (1928) führte Anstichversuche an lebenden Zellen von *Daucus* in ähnlicher Weise aus, wie sie WAKKER (1888, 440, 441) bereits an den Raphidenzellen von *Anthurium Hookeri* gelegentlich in seinen Präparaten verwirklicht fand: werden

die mit stattlichen Karotinkrystallen beladenen Zellen stark plasmolysiert, so stechen die Krystallnadeln durch die lebendige Plasmasehicht, ohne daß irgendwelche Anzeichen, die für thixotrope Veränderungen sprechen, bemerkbar würden.

Geißeltragende Organismen, die an der Oberfläche eines Plasmodiums rütteln, scheinen durch ihre Erschütterungen die Beschaffenheit des Protoplasmas nicht beeinflussen zu können (PFEFFER 1890, 151). Von der aufrührerischen Tätigkeit der *Notommata* in den Schläuchen von *Vaucheria* war schon oben die Rede: bei erneuter Untersuchung der Galle und des Gallentieres wäre zu prüfen, ob während seiner Tätigkeit thixotrope Eigenschaften des Wirtsplasmas erkennbar werden. Überhaupt verdient die Frage nach den thixotropen Veränderungen des vegetabilischen Protoplasmas trotz dem negativen Befunde bisheriger Beobachtungen nachdrückliche erneute Prüfung.

Eine besonders frühe Angabe über reversible Veränderungen, die am lebenden Zelleninhalt durch mechanischen Druck hervorgerufen werden können, stammt von KLEBS: dieser beobachtete (1883, 254), daß die Struktur des Zellkerns der Euglenen bei Druck schwindet, nach Aufheben des Druckes wieder sichtbar wird. Die Erscheinung bedarf erneuter Untersuchung: insbesondere die Frage, ob thixotrope Erscheinungen vorliegen. Derselbe Forscher (1883, 250) spricht auch von den Veränderungen, die das Protoplasma der Euglenen erfährt: wenn er dieses durch Druck zur „Erstarrung“ bringen konnte, so hat KLEBS wohl ein „tetanischer“ Zustand der Zellen vorgelegen. Läßt der mechanische Druck nach, so zeigt das Protoplasma nach zwei bis drei Stunden wieder normales Leben.

Erstarrung der Vakuolenhülle. — Ganz ähnliche Veränderungen wie das Exoplasma kann auch das Endoplasma erfahren, d. h. auch die dem Zellsaft aufliegende Plasmalamelle kann ihre Viskosität stark erhöhen, kann zähe und fest werden.

Ebensowenig wie an der normalen Zelle eine Hautschicht im Sinne PFEFFERS sichtbar und nachweisbar ist, läßt sich an jener im allgemeinen eine Vakuolenhaut wahrnehmen. DE VRIES (1885) hat allerdings den Versuch gemacht, nachzuweisen, daß den Zellsaftraum stets eine scharf begrenzte plasmatische Lamelle umspannt; bei kräftiger Plasmolyse und durch Färbung mit Eosin sei sie sichtbar zu machen. Wie aber — fragen wir mit BERTHOLD (1886, 152) — „darf man erwarten, bei so rohen Ein-



griffen in den Plasmakörper, bei einem durch Tage sich hinziehenden Absterben desselben, unveränderte Strukturen zu erhalten?“ Wir müssen vielmehr annehmen, daß die von DE VRIES gezeigten Vakuolenhüllen nicht nur keine selbständigen Organe der Zelle sind, wie der genannte Forscher meinte, sondern nicht einmal Anteile des normalen Protoplasmas genannt zu werden verdienen. Die von ihm sichtbar gemachten Modifikationen des Endoplasmas sind vielmehr Produkte, die in erster Linie den Zellpathologen beschäftigen müssen (DE VRIES 1885, 466).

Für *Spirogyra* beschreibt DE VRIES (1885, 471 u. a.) die von ihm ausgeführte Gewinnung der Vakuolenhüllen oder Tonoplasten folgendermaßen.

Nach  $\frac{1}{2}$ —2 stündiger Plasmolyse in 10%  $\text{KNO}_3$ -Lösung fangen die äußeren Schichten des Protoplasmas an abzusterben; sie kontrahieren sich und zerreißen, während die Wand der Vakuolen noch dehnbar und elastisch bleibt und keine Anzeichen der Veränderung erkennen läßt; während gleichzeitig zugesetztes Eosin alle anderen plasmatischen Anteile färbt, bleiben die Vakuolenhüllen farblos. Die Tonoplasten von *Spirogyra*, die bei Plasmolyse der Zellen gewonnen worden sind, schwellen bei Erwärmung der Präparate stark an, wenn ihre Befreiung vom Protoplasma erst kurze Zeit zurückliegt; später verliert aber die Vakuolenhülle mit ihrem hyalinen Aussehen auch die Fähigkeit, sich auszudehnen (JANSE 1887, 25).

Die von früheren Forschern gegebenen Abbildungen lassen annehmen, daß auch ihnen solche Veränderungen des Zelleninhalts der *Spirogyra* und anderer Algen vorgelegen haben (NÄGELI 1855, Taf. II, Fig. 10A u. B; HOFMEISTER 1867, 70, 71; DE VRIES 1885, 473).

Nach LEPESCHKINS Auffassung (vgl. namentlich 1926a, 10) gehen die pathologischen Veränderungen, die zur Bildung der deutlich wahrnehmbaren, derben Vakuolenhäute führen, unter Umständen außerordentlich weit; es ist nicht nur das Endoplasma, das die vermeintlichen Vakuolenhäute liefert, sondern auch das Exoplasma kann an ihrer Bildung beteiligt sein, wenn durch allzu schnell ausgeführte Plasmolyse sich beide Plasmaschichten mischen und scheinbar einheitlich gebaute Vakuolenhäute zustande kommen lassen. Die Dicke der letzteren ist oft so bedeutend, daß sie die Mächtigkeit des Endoplasmas übertrifft;

„das Protoplasma der Blasen kann aber weiter absterben, so daß sekundäre Blasen mit dünneren Wänden entstehen“. —

Das Gesagte darf freilich nicht dahin verstanden werden, daß deutlich sichtbare Vakuolenhüllen erst nach groben Eingriffen in das Leben der Zelle sichtbar würden, nachdem der Plasmaleib seine normale Beschaffenheit verloren hat. Es entspricht vielmehr dem oben schon wiederholt nachgewiesenen Parallelismus zwischen Alterssymptomen und pathologischen Erscheinungen, wenn deutlich sichtbare und derbe Vakuolenhüllen auch in alternen normalen Zellen gefunden werden. Sehr eingehend hat KLEBS (1891) das Schicksal der Vakuolenwand für die zur Zoosporenbildung schreitenden, allmählich reifenden und sich schließlich entleerenden Zellen von *Hydrodictyon* beschrieben, in welchen die Vakuolenwand als widerstandsfähige Hülle liegen bleibt.

Daß in intakten, protoplasmareichen vegetativen Zellen der Metaphyten die Vakuolenwand sichtbar werden kann, beweist das Verhalten der Epidermen mancher *Allium*-Sorten: die Vakuole ist bei ihnen von einer äußerst derben Schicht umhüllt, die bei plasmolytischer Zerteilung des Plasmaleibes und des Zellsaft-raumes nicht zerreißt, wie in üblicher Weise bei *Allium* zu sehen ist, sondern einen zähen Faden spinnt, der die beiden Teilstücke der Vakuole sehr dauerhaft miteinander verbindet, und dessen Verlauf in den gerundeten Plasmakappen wie in dem verbindenden Plasmafaden deutlich wahrzunehmen ist (Fig. 34).

Nach WERNER (1927) zeichnen sich die Vakuolen der in trockener Luft erwachsenen Sukkulenten durch eine stark lichtbrechende, selbst gegen Schwefelsäure bemerkenswert widerstandsfähige Hülle aus.

Bei den Versuchen, die ARZICHOYSKY (1916) mit säurereichen Zellen wie den der *Begonia* angestellt hat, haben wohl ebenfalls besonders säureresistente Vakuolenhüllen vorgelegen, die selbst 4 n-H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> noch ertrugen; in meinen *Begonia*-Präparaten konnte ich das Protoplasma der anthozyanhaltigen Zellen oft als koagulierte Massen auf den Vakuolenhüllen wahrnehmen und sah diese nicht nur lange semipermeabel, sondern auch weitgehender deplasmolytischer Schwellung fähig bleiben; — man vergleiche auch WAKKERS Bericht (1888, 436) über die mit stark sauren *Begonia*-Zellen ausgeführten plasmolytischen Versuche. —

DE VRIES erklärte die Vakuolenhüllen für besondere Organe der Zelle (1885, 1889b; Acqua 1891b) und nannte sie Tonoplasten

oder Turgorbildner. Seine Lehre von der Dignität der Vakuolen und ihrer Autonomie ist längst aufgegeben (vgl. PFEFFER 1886a, 322; 1886b, 144; 1890); der von DE VRIES eingeführte Terminus des Tonoplasten oder Turgorbildners (1885, 469; PFEFFER 1890, 717) hat sich aber im wissenschaftlichen Sprachgebrauch erhalten.

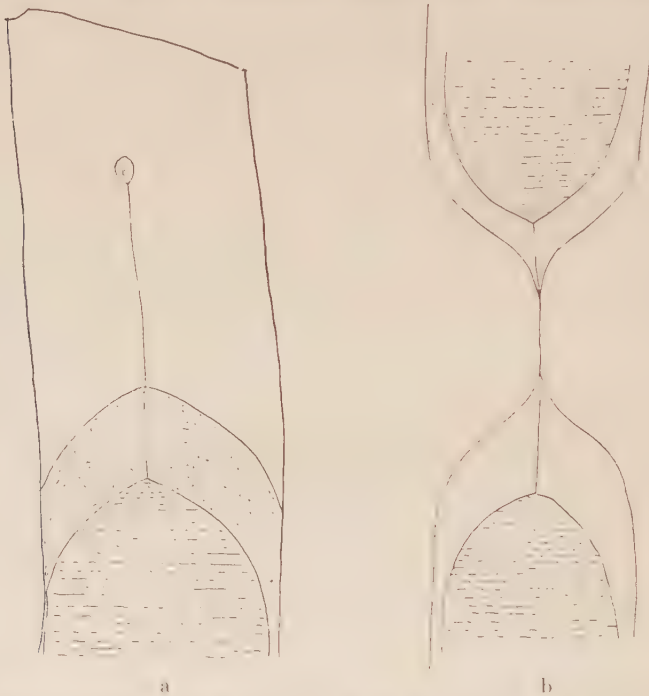


Fig. 34. Teilung der Vakuolen durch Plasmolyse und Entwicklung eines die Teilstücke verbindenden Fadens. Bei *a* ungleich große, bei *b* gleich große Protoplastenstücke; bei *b* ist die Zellmembran nicht eingetragen. — Nach KÜSTER.

Das findet seine Rechtfertigung in den bemerkenswerten Eigenschaften der zähe und deutlich sichtbar gewordenen Vakuolenhüllen; selbst dann, wenn alle anderen Anteile des Protoplasmas bereits völliger Erstarrung oder anders gearteter, weitgehender Desorganisation anheim gefallen sind, sind die Vakuolenhüllen noch semipermeable Häute geblieben, die man ihrer osmotischen Eigenschaften wegen als lebend und überlebend bezeichnen darf.

Die Vakuolenhüllen halten selbst nach Zerfall und Schwund des Exo- und Mesoplasmas noch ihr Anthozyan und andere Stoffe in ihrem Inneren fest, geben bei Behandlung mit hypertonen Lösungen Wasser nach außen ab wie intakte Protoplasten und schwellen in hypotonischen Lösungen wieder zu dem ursprünglichen Volumen an, ja sogar über dieses hinaus.

Die Tonoplasten lassen sich, ohne Schaden zu nehmen, von den äußeren Anteilen des Protoplasmas trennen. Das gelingt vornehmlich durch Plasmolyse, wenn durch diese das äußere Plasma zum Absterben und zur Kontraktion gebracht wird, oder durch grobmechanische Mittel, indem man den Tonoplasten aus dem toten Protoplasma herausschält. SEIFRIZ (1928) konnte das erstarrte Protoplasma „mikrochirurgisch“ von dem Tonoplasten abheben, und LOREY (1929) vermochte mit ähnlichen mechanischen Mitteln das erstarrte Protoplasma zu zerbrechen und die Tonoplasten frei zu legen, wie den Inhalt eines aufgebrochenen Eies.

Die Vakuolenhülle ist auch in dem Stadium, in dem sie durch Anwendung geeigneter Agenzien zur Kontraktion und zur Trennung von den äußeren Schichten des Protoplasmas gebracht werden kann, mit diesen in ähnlicher Weise verbunden, wie das Protoplasma mit der Zellwand: Wenn sich die Vakuolenhülle kontrahiert, bleibt sie mit dem in seiner wandständigen Lage verharrenden Protoplasma noch durch plasmatische Fäden verbunden, die den HECHTSchen ähnlich sind, allerdings weder so zart, noch so zahlreich zu sein pflegen, wie diese. Zuerst hat KLEBS für Vorgänge der normalen Zytogenese auf diese Art der plasmatischen Verbindung hingewiesen: in denjenigen Zellen des Wassernetzes (*Hydrodictyon*), die zu Zoosporangien werden, sind die Zoosporen mit der Vakuolenwand noch durch plasmatische Fäden verbunden (1891, 839). Dasselbe Objekt zeigt dieselbe Erscheinung unter anomalen Bedingungen, wenn man (KLEBS 1891, 805) die Vakuolenhülle durch wasserentziehende Mittel zur Kontraktion bringt; mit dem zurückbleibenden Protoplasma zeigt sie sich durch feine Plasmafäden verbunden.

Die an *Hydrodictyon* beobachtete Erscheinung ist auch an plasmolysierten Metaphytenzellen leicht wieder zu finden (s. o. S. 29 ff. u. Fig. 7). —

Ausziehen von Fäden seitens der Vakuolenwand beobachtete DE VRIES (1885, 508) an isolierten „Tonoplasten“: in den Beerenfrüchten der Solanazeen finden sich (KÜSTER 1927b) zahlreiche

Zellsaftblasen, die NÄGELI (1855, 9) als erster bei Untersuchung von Früchten mit farbigem Saft gefunden und als „Blasen mit farblos<sup>er</sup> Membran und gefärbtem Inhalt“ beschrieben hat. Man kann sie künstlich deformieren und zum Ausziehen von Fäden veranlassen.

Wenn HEILBRONN (1912, 144) bei Untersuchung der mit Statolithen au<sup>fgestatteten</sup> Zellen und nach Inversstellung seiner Objekte einzelne Stärkekörner oder Gruppen von solchen durch den Zellsaft<sup>raum</sup> fallen läßt, so spinnen jene zuweilen einen plasmatischen Faden hinter sich her; es liegt aber kein Anlaß vor, bei Zellen normaler Plasmabeschaffenheit eine besonders geartete Vakuolenwand vorauszusetzen und von ihrer Substanz den vom Statolithen gesponnenen Faden herzuleiten.

Die isolierten Tonoplasten lassen sich den verschiedensten formalen Wandlungen unterwerfen. Mit feinen Nadeln lassen sie sich zerteilen wie komplette Protoplasten (LOREY 1929); sie verlieren aber allmählich ihre Teilbarkeit und werden — wohl infolge fortschreitender Erstarrung — so empfindlich, daß sie schließlich bei jeder mechanischen Bearbeitung zugrunde gehen. Beobachtungen über isolierte Vakuolen, die brüchig und gegenüber mechanischer Behandlung sehr empfindlich werden können, hat zuerst SEIFRIZ mitgeteilt (*Rhizopus* 1921).

Isolierte Tonoplasten, die man einander nähert, können miteinander verschmelzen. Wie komplette Protoplasten verlieren freilich auch sie allmählich ihre Verschmelzungsfähigkeit; immerhin bleiben sie nach LOREY (1929) länger als die Protoplasten fusionsfähig (in Rohrzucker bis 48 Stunden): Tonoplasten, die von Protoplasma entblößt 72 Stunden in n-Rohrzucker gelegen haben, sind noch deformierbar, lassen sich aber nicht mehr zur Verschmelzung bringen; nach 144 Stunden sind sie keiner mechanischen Behandlung und Deformation mehr zugänglich. Die ersten Nachrichten über Durchtrennung und Verschmelzung isolierter oder nur von totem Protoplasma umgebener Vakuolenhüllen haben DE VRIES (1885, 499) und PFEFFER (1886, 323; 1890) gegeben. PFEFFER (1890a, 177) macht darauf aufmerksam, daß Vakuolen mit verschiedenartigem Inhalte nicht immer miteinander verschmelzen — erneute eingehende Prüfung des Verhaltens verschieden ausgestatteter Vakuolen wäre erwünscht (s. auch unten S. 149).

Besonders anschaulich wird die Zähigkeit und Unverwundlichkeit der Tonoplasten durch den Nachweis, daß man sie zer-



schneiden, daß man nach dieser operativen Eröffnung fremde Substanzen in sie einfüllen und daß man schließlich die immer noch semipermeablen Gebilde wieder zum Verschuß bringen kann (Versuche an *Allium cepa* — KÜSTER 1929). Das letztere geschieht in der Weise, daß man durch Behandlung mit hypertонischen Lösungen die Vakuolenhüllen zur Kontraktion bringt; am Wundrande bleiben sie unverändert an dem koagulierten wandständigen Plasmabelag haften; in einigem Abstand von diesem ziehen sie sich zu Sanduhrform zusammen und schnüren sich durch (vgl. oben S. 96 und Abb. 29). Unter dem Mikroskop ist leicht zu beobachten, daß die Substanz der Vakuolenhüllen augenblicks zusammenfließt, wenn die Innenflächen der Vakuolen sich berühren (vgl. auch KÜSTER 1927 b, 231).

Trotz dem hohen Grade von Festigkeit, der für die Vakuolenhülle erreichbar ist, und trotz der Lebensfähigkeit, die sie auszeichnet, kann der Fall eintreten, daß die Vakuolenhülle zerreißt und zugrunde geht, während äußere Plasmaschichten noch am Leben sind.

Bei der Vakuolenkontraktion, die namentlich an Zellen von *Allium cepa* sich leicht erzielen läßt (s. o. S. 32), sieht man zuweilen die Vakuolenhaut platzen: der Anthozyangehalt roter Zellen fließt sofort aus und überschwemmt gleichsam die Masse des lakunenreich deorganisierten Protoplasmas. Daß dieses noch lebend ist, zeigt sich nach Zusatz hypertонischer Mittel, welche den Zellenleib unter Entwicklung der bekannten Plasmolyseformen zur Kontraktion bringen. Der Anthozyangehalt der Zelle verfärbt sich indessen nach dem alkalischen Farbentone zu (KÜSTER 1929 a).

Bei Zellen, in welchen sich derartige Vorgänge abgespielt haben, mag es zweifelhaft sein, ob man bei Schilderung ihres Inhaltes noch von einer Vakuole sprechen darf. Der Zellsaft ist zwar noch vorhanden, aber eine geformte Zellsaftblase fehlt. Zellen solcher Art haben, wie sich erwarten läßt, keine lange Lebensdauer mehr vor sich.

Ähnliche Zerstörungen sind an den Vakuolenhüllen auch schon früher beobachtet worden. Durch Einwirkung des elektrischen Stromes vermochte sie KLEMM (1895, 652) bei den Zellen der Haare von *Momordica* herbeizuführen: die Vakuolen können platzen; vereinzelte Portionen des Protoplasmas bilden vakuolige Kugeln, seine Hauptmasse ist tot; lebendig geblieben aber ist

seine äußere Hautschicht: „diese sah ich in einzelnen Fällen ziemlich weit, genau wie bei der Plasmolyse, sich mit anfangs meniskenförmig einspringender Begrenzungsfläche von der Wand abheben, nach einiger Zeit jedoch wieder nach außen vorwölben. Ja, der osmotische Druck stieg in diesem Falle, den ich gerade hier im Auge habe, so weit, daß die äußere Hautschicht sich fast vollständig wieder der Wand angelegt hatte . . . . Erst nach einer Stunde war die äußere Hautschicht kollabiert und abgestorben“.

WEIS vermochte die Vakuolenwand vom Protoplasma abzuheben und zu kataphoretischer Bewegung zu bringen, indem er Zellen von *Allium cepa* dem elektrischen Gleichstrom unterwarf (1926a, 167). Nach einer halben bis zwei Minuten löste sich an der Anodenseite eine zarte Lamelle ab und wanderte etwa durch die Hälfte des Zellsaftraumes zur Kathode hin: „dünnere Plasmastränge, die die Vakuole durchsetzten, zerbrachen bei ihrer Annäherung, so die Erstarrung des Plasmas zu einem Gel beweisend“. — Auch WEIS hält die Vakuolenhaut für ein pathologisches Produkt der Zelle.

Die „formativ tätigen“ Vakuolenhäute der normalen Zytogenese (LUNDEGÅRDH 1922, 322) sind durch HANNIGS Untersuchungen (1911) namentlich für *Azolla* bekannt geworden.

Aus dem Leben und der Formenwelt der pathologischen Pflanzenzelle scheinen solche formende und geformte Vakuolen mit erstarrenden Wänden bisher nicht bekannt geworden zu sein. NAWASCHIN (1899, 422) spricht freilich bei Schilderung der von *Plasmodiophora brassicae* befallenen Zellen der Kohlwurzel von zellulös degenerierenden Lamellen (s. u. S. 141), die vielleicht von Vakuolenhäuten sich herleiten; doch wäre wohl ebensogut die Annahme zu rechtfertigen, daß die vom Autor wahrgenommenen Lamellen durch Erstarrung eines schaumigen Protoplasmas ähnlich den unten geschilderten Fällen zustande gekommen wären. —

Die Häute der kontraktilen oder pulsierenden Vakuolen sind hinsichtlich ihrer physikalischen Eigenschaften weder mit den Protoplasmaschichten, die in der lebenden Pflanzenzelle den Zellsaftraum umgeben, noch mit den zumal nach dem Tode des Protoplasmas deutlich sichtbaren derben Vakuolenhüllen gleich zu stellen. KLEBS fand, daß die pulsierenden Vakuolen der *Euglena*-Zelle ihre Systolen und Diastolen noch eine Zeit lang fortsetzen, auch wenn alle anderen plasmatischen Anteile der Zelle tot oder

zu vorübergehender Erstarrung gebracht werden (1883, 251), und daß sie nach starken Schädigungen sich vor den übrigen Anteilen der Zelle wieder erholen. Wenn KLEBS das Vakuolensystem der *Euglena*-Zellen ihren widerstandsfähigsten Teil nennt, so weist er damit auf Eigenschaften, die die pulsierenden Vakuolen mit den ruhenden gemeinsam haben.

**Zellulose Degeneration und verwandte Erscheinungen.** — In zahlreichen Fällen sehen wir kleine oder große Anteile des Protoplasmaleibes, dünne Fäden oder dicke Stränge oder segel- und lamellenähnliche Anteile sich in eine klare, anscheinend homogene Masse verwandeln, die stets fest ist, sich als spröde und brüchig erweist, soweit sie auf solche Eigenschaften hin geprüft werden konnte, und die oftmals ähnliche Reaktionen gibt, wie die Verbindungen, welche die Zellwand aufbauen. Wir wollen in allen diesen Fällen von „zellulose Degeneration“ sprechen (KÜSTER 1925, 370), obwohl unsere geringe Einsicht in die chemischen Qualitäten jener Degenerationsmassen diese Bezeichnung erst sehr unvollkommen rechtfertigt.

Zellulose Degeneration erfolgt oftmals aus „inneren Gründen“. Auch hier sehen wir Vorgänge, die offenbar als Symptome des physiologischen Alterns zu gelten haben, weitgehend mit denjenigen übereinstimmen, die zweifellos pathologisch genannt werden müssen.

Daß in alternden Pflanzenzellen die Viskosität des Protoplasmas ansteigt, ist bekannt; sie kann so hohe Werte erreichen, daß schließlich aus flüssigen Protoplasmafäden feste Stränge werden. MOHL hat in derselben Abhandlung, in welcher er den Terminus Protoplasma in die Wissenschaft eingeführt hat, bereits von der Verfestigung alternden Protoplasmas gesprochen (1846, 94): im alternden Fruchtfleische der Beeren von *Rhamnus frangula* finden sich hier und da besonders große Zellen und in ihnen Plasmastränge, die völlig starr sind und mit dem Messer sich zerschneiden lassen, ohne ihre Lage zu verändern. Ähnliches findet sich nach MOHL in den Beeren des *Ribes nigrum*.

Unabhängig von Alter und Reife sind anscheinend die starren brüchigen Protoplasmafäden, die LEPESCHKIN neuerdings beschrieben hat (1926 a): er findet in den Haarzellen von *Primula obconica* flüssige und seltener feste Plasmastränge, die bei Deformation der Zelle abbrechen und im Zellsaft schwimmen können.

ohne ihre Form zu verändern. Ähnliches kommt nach LEPESCHKIN bei *Spirogyra* vor.

Zu Vorgängen der normalen Zytogenese und des physiologischen Alterns mag die Bildung von Zellulosesträngen in Embryosäcken (*Pedicularis* u. a.) gerechnet werden (vgl. z. B. TISCHLER 1899 und namentlich 1921/1922, 164; dort weitere Literaturangaben), sowie ähnliche Bildungen in den Samenschalen der *Tilia heterophylla* u. v. a. (vgl. MATTIROLO 1885; TISCHLER 1921/22, 164). Pathologischen Vorgängen nicht fern steht die Füllung der Bastfaserlumina mit zelluloseähnlichen Massen: „Die Grenze zwischen Protoplasma und Zellulose ist in solchen Fällen nicht selten eine verschwommene; man hat den Eindruck als ob das Protoplasma stellenweise zu Zellulose erstarrt sei“ (KRABBE 1887, 420).

Unzweifelhaft pathologischen Vorgängen zuzurechnen ist die Entstehung kalloseähnlicher Füllmassen in Wurzelhaaren (RIDGWAY 1913; vgl. auch E. SCHMIDT bei STRASBURGER 1882, 139), die wohl zutreffender als degenerativ verändertes Protoplasma denn als Wandverdickung anzusprechen sein werden, sowie die Bildung von Zellulosebälkchen im Lumen der durch künstliche Kultur degenerierten *Derbesia*-Schläuche (NOLL 1887, Fig. 28); ganz ähnliche Massen finden sich nicht selten in verwundeten *Bryopsis*-Schläuchen unmittelbar unter der Vernarbungsmembran und wiederholen als zarte Fäden oder mächtige Balken oder als segelartig gespannte Lamellen die vom normalen Protoplasma her wohlbekannten Formen. In verletzten *Vaucheria*-Schläuchen können derbe Stränge oder dünne Plasmafäden, welche benachbarte Ballen des Zelleninhalts miteinander verbinden, sich in Zellwandsubstanz verwandeln (KLEBS 1888, 509, Taf. 5, Fig. 4).

Die nach Verwundung von Kartoffelknollen in den dem Trauma naheliegenden Zellen entstehenden querwandähnlichen Septen, zu welchen die zwischen den Stärkekörnern liegenden Protoplasmalamellen erstarren (SWELLENGREBEL 1908), gehören ebenfalls in diesen Zusammenhang; ähnliches fand VERSCHAFFELT in verwundeten Zellen von Amaryllidaceen (*Zephyranthes*, *Sprekelia*, *Hemerocallis*).

In Saprolegniaceen-Schläuchen treten unter anomalen Kulturbedingungen zuweilen Scheidewände auf, unter welchen sich

vielleicht Produkte einer zellulösen Degeneration des Protoplasmas finden lassen werden (vgl. HORN 1904).

Eine in ähnlichem Sinne vorgenommene Prüfung scheint sogar gegenüber den Querwänden angebracht zu sein, die HABERLANDT (1919, 1920, 1921) in *Allium*-Zellen, *Helodea*-Blattzähnen, *Coleus*-Haaren und anderen Objekten nach Plasmolyse entstehen sah — ein Vorgang, der von dem genannten Forscher als Zellteilung ohne Mitwirkung des Zellkernes gewürdigt worden ist (vgl. TISCHLER 1921, 22, 191 ff.; KÜSTER 1925, 334). Wir erinnern uns hierbei der aus erstarrenden Massen interzellulär wie intrazellulär entstehenden „falschen Scheidewände“ der Sekretgänge vieler Umbelliferen (A. MEYER 1889) und der Gefäße mancher Kürbisgewächse (FLACH 1925, 286). Von HABERLANDT selbst sind bereits in die Gruppe der zellulösen Degenerationserscheinungen die Zellulosebalken gewiesen worden, die in den Schließzellen der Blätter von *Alnus glutinosa* nach Trauma — HABERLANDT behandelte sie mit einer Bürste — und nach Untergang der Zellkerne entstehen (HABERLANDT 1925). Mit Recht vergleicht HABERLANDT jene Zellulosebalken mit den SANTOSCHEN Stabbildungen des Coniferenholzes und mit den „*cordoni endocellulari*“ in den Epidermen „krauternder“ Reben (PETRI 1912, KÜSTER 1925, 373).

Da traumatische Wirkungen und die der Parasiten, zumal der gallenerzeugenden in so vielen Punkten übereinstimmen, ist es nicht überraschend, dieselben Degenerations- und Erstarrungserscheinungen auch im Protoplasma bestimmter Gallenzellen wieder zu finden (*Exoascus amentorum* auf *Alnus incana*, vgl. GUTTENBERG 1905, 20 und HABERLANDT 1925, 200, 203).

### 3. Vakuolige oder schaumige Degeneration

Vermehrung des Zellsaftes ist für die wachsende Zelle ein normaler Vorgang; zumal für das Streckungswachstum ist seine Bedeutung nicht zu übersehen: ohne Vermehrung des Zellsaftes ist ein solches nicht vorstellbar. Wo Streckungswachstum sich zu anomalen Graden steigert, wie bei allen Vorgängen des hyperhydrischen Wachstums und der mit ihm verbundenen hydropischen Degeneration (KÜSTER 1925, 380), ist auch die Vermehrung des Zellsaftes nicht mehr normal zu nennen.

Vermehrung des Zellsaftes ohne Wachstum ist vollends für die Pflanzenzelle in erster Linie ein pathologischer Vorgang.



Vergrößerung des Zellsafräumcs bei gleichzeitiger Verarmung und Abmagerung des Protoplasmaleibes ist ein Kennzeichen der unter Hunger leidenden Zelle.

Wie unscharf auch hier die Grenzen zwischen den Kennzeichen des physiologischen Alterns und pathologischen Symptomen sind, mögen die Zellen der *Rivularia*-Fäden klarmachen: im normalen Faden bauen plasmareiche oder von Plasma vollständig erfüllte Zellen das Kopfende auf, während an dem geißelartigen Schwanzteile plasmaarme und zellsaftreiche Anteile sich aneinanderreihen.

Neubildung von Zellsafträumen im Protoplasma verändert dieses zu einer schaumigen Masse. Wir sprechen einer solchen gegenüber von vakuoliger oder schaumiger Degeneration. An tierischen wie pflanzlichen Protoplasten ist diese Strukturveränderung gleich häufig und sinnfällig zu beobachten. Seitdem DUJARDIN (1835) die Vakuolisierung der Protozoensarkode beschrieben hat, ist sie unzählige Male von Zoologen wie Botanikern wiedergefunden und neu geschildert worden.

Daß so viele Nachrichten über die schaumige Degeneration die zellenphysiologische Literatur, insbesondere die den Pflanzenzellen sich widmende füllen, erklärt sich daraus, daß jene an außerordentlich zahlreichen pflanzlichen Objekten verschiedenster Herkunft jederzeit mit großer Deutlichkeit wahrgenommen und daß sie durch Eingriffe der verschiedensten Art hervorgerufen werden kann.

Vor allem sind die osmotischen Wirkungen leicht zu erkennen. Daß das Liegen von Pflanzenzellen im Wasser genügt, um ihr Protoplasma vakuolig zu machen, ist eine jedem Mikroskopiker längst geläufige Tatsache. NÄGELI (1855), HOFMEISTER (1867, 6, 73), NĚMEC (1899) und viele andere haben die Erscheinung beschrieben. Ausführlich kam SCHWARZ (1887) auf die Frage zurück. Neubildung von Vakuolen in isolierten Protoplasmatropfen und Verwandlung der Protoplasamasse zu einem grobblasigen Schaume hat immer wieder die Autoren beschäftigt (PFEFFER 1877, 127; STRASBURGER 1876, 415; BERTHOLD 1886, 155).

Die Frage nach Neuentstehung normaler Vakuolen läßt sich von der degenerativen pathologischen Vakuolisierung selbstverständlich nicht trennen, da die Grenzen zwischen den zytogenetischen Phänomenen der alternden oder auch nur der heran-

wachsenden Zelle einerseits, ihren pathologischen Veränderungen andererseits überall unscharf sind (vgl. namentlich PFEFFER 1890, 213; NĚMEC 1900; A. MEYER 1912, 199; 1920, 385 behandelt die vakuolige Struktur bei Bakterien und Pilzsporen).

Die Wirkungen hypotonischer Medien auf Diatomeen und die in ihnen erfolgende vakuolige Degeneration hat CHOLNOKY (1928, 487) beschrieben.

Bei Plasmolyse kann man in wenigen Minuten alle Stadien der Vakuolisierung des Protoplasmas beobachten; indem es schaumig wird, gewinnt es an Dicke, so daß es zwei-, drei- und mehrmal so mächtig werden kann, als es im normalen Zustand war (HECHT 1912); einige Abbildungen über die durch Plasmolyse veranlaßte Vakuolisierung hat LUNDEGÅRDH (1911—1912, 50) gegeben. SCHIMPER (1882, 232) beschreibt die Dickenzunahme der Protoplasmaschicht für die Zellen der Insektivoren als Folge traumatischer Schädigung; inwieweit sich vakuolige Degeneration oder Quellung des Protoplasmas an der Volumenzunahme beteiligt, muß fraglich bleiben.

In der Reihe der chemischen Stoffe, welche das Plasma vakuolisieren, beanspruchen die Laugen den ersten Platz. Ammoniak, Ammoniumkarbonat, Ätzkali, Ätzkalk und Alkaloide sind für das Protoplasma ausgezeichnete Schaumbildner; ihre Wirkung kann einen solchen Umfang annehmen, daß schließlich die ganze Zelle von einem Schaumgewebe erfüllt ist, und der ursprüngliche, in seiner Größe beschränkte Saft Raum nicht mehr zu erkennen ist, wenn er nicht etwa Farbstoffe gelöst enthielt oder künstlich mit Methylenblau gefärbt wurde. „Diese Vakuolisierung, die besonders ausgezeichnet bei *Momordica*- und *Trianea*-Haaren zu erhalten ist, kann so weit gehen, daß selbst mit den stärksten Vergrößerungen neben den deutlich unterscheidbaren, in allen Größenstufen vorhandenen, auch solche bis herab zu einer Kleinheit sich bilden, die an der Grenze der sicheren Erkennbarkeit liegen“ (KLEMM 1895, 665) — vgl. Fig. 35.

Soweit auch diese Deformation der Plasmastruktur gehen mag, so ist sie gleichwohl reversibel (PFEFFER 1904, 798).

DEGEN (1905, 209ff.) hat Vertreter der verschiedensten Gruppen des Pflanzenreiches — Bakterien, Schleimpilze, Pilze, Phanerogamen — untersucht und bei allen dieselbe Reaktionsweise gefunden. Daß Zellen mit stark saurem Inhalt wie die des

*Aspergillus* mehr Alkali benötigen, um Protoplasmaschaum zu entwickeln als andere (*Vicia faba* usw.), ist begreiflich.

Manchen Autoren, welche die schaumige Verwandlung des Protoplasmas der in Leitungswasser untersuchten Zellen zu sehen bekamen, hat vielleicht die Wirkung des schwach-alkalischen Untersuchungsmediums vorgelegen.

An fixiertem Material prüfte YAMAHA (1927a) die Wirkung alkalischer Medien.

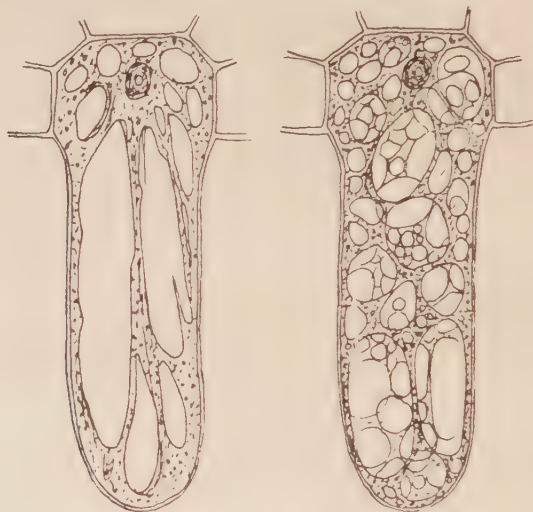


Fig. 35. Schaumige Degeneration des Protoplasmas in einem Wurzelhaare von *Trianea bogotensis*. Nach Behandlung mit sehr verdünntem Ammoniak. Nach PFEFFER (1904, 798) aus LUNDEGARDH (1922, 276).

Säuren, deren Wirkung oben zu schildern war, können nach KLEMM (1895, 663) geringe Vakuolisierung hervorrufen. Vielleicht lassen sich wie bei der Anwendung von Säuren auch mit anderen Mitteln verschiedenartige Formen der protoplasmatischen Degeneration erzielen, je nach der Stärke der angewandten Agenzien und je nach der Schnelligkeit, mit der im Versuch ihre Einwirkung gesteigert wird, und von welcher die Regulationsleistungen des Protoplasmas abhängig sind, die die Wirkungen schädlicher Agenzien aufheben oder wenigstens verlangsamen können (vgl. oben S. 12).

ADDOMS (1923) findet, daß Wurzelhaare von *Triticum* bei einem Ph-Werte von 3,85—3,68 Vakuolenbildung im Protoplasma erfahren: bei  $\text{Ph} = 3,60$  tritt bereits Koagulation ein. Mit ähnlichen Unterschieden wird auch bei schwacher und starker Einwirkung physikalischer Agenzien zu rechnen sein.

Daß beim Aufenthalt im Kohlensäurestrom Pollenschläuche und Pilzsporen oder -hyphen vakuolig werden, hat LOPRIORE gezeigt (1895, vgl. z. B. Taf. VII, Fig. 6).

Unter dem Einfluß der Osmiumsäure sah LÖWSCHIN (1914b) in den Zellen von *Rosa* Vakuolen entstehen — farblose neben den

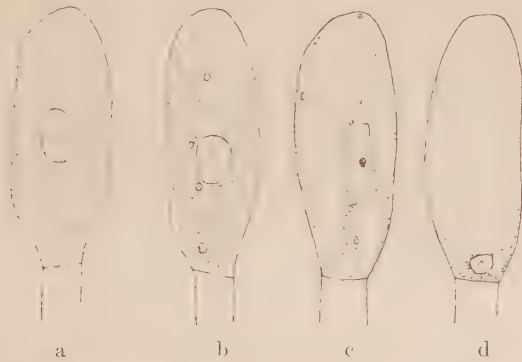


Fig. 36. Abmagerung des Protoplasmaleibes und Bildung und Vergrößerung von Vakuolen in isolierten Drüsenhaaren von *Pulmonaria mollissima* unter dem Einfluß des Hungers. a normales Protoplasma bei Beginn des Versuches; b nach eintägiger Kultur; c nach 3 Tagen; d nach 7 Tagen. Nach HABERLANDT.

normalen anthozyangeärbten. Über die vakuolisierende Wirkung der Chromate und Bichromate und dreiwertiger Kationen berichten LLOYD & SCARTH (1926).

Auch durch Behandlung mit narkotischen Mitteln läßt sich vakuolige Veränderung des Protoplasmas hervorrufen: LLOYD & SCARTH (1926), sowie NADSON & MEISL (1926) arbeiteten mit Äther und Chloroform.

Über die Einwirkung niedriger Temperaturen und die durch sie bewirkte Vakuolisierung berichten MATRUCHOT & MOLLIARD (1902); SCHRAMMEN (1902), GEORGEVITSCH (1910), O. HARTMANN (1919), WASSERMANN (1921) und YAMAHA (1927b)

untersuchten fixiertes Material in gleichem Sinne. Schnelle Temperaturerhöhung wendete HOFMEISTER an (1867).

Vakuolenbildung nach Einwirkung des elektrischen Stromes erwähnen z. B. VELTEN (1876) und KLEMM (1895, 653, 654).

Den Einfluß der Radiumstrahlen studierten WILLIAMS (1925), NADSON (1925), LEVINE (1926) u. a., den der Röntgenstrahlen z. B. KOMURO (1922, 1925), WILLIAMS (1923), REISS (1925), NADSON & ROCHLIN-GLEICHGEWICHT (1926) u. a.

Weiterhin entsteht vakuoliges Protoplasma — wie seit HOFMEISTER (1867) bekannt — unter dem Einfluß der Verwundung. NĚMEC (1901a) und BRENNING (1926b) untersuchten *Allium cepa*, HEILBRONN (1922) die Plasmodien von Schleimpilzen.

Den Einfluß des Hungers werden wir in der Abmagerung des Plasmaleibes und in der Entstehung und Vergrößerung der Vakuolen erkennen dürfen, wie sie zuerst wohl von HABERLANDT (1902) in den auf künstlichen Substraten kultivierten Zellen (z. B. den Drüsenhaaren von *Pulmonaria mollissima*) beobachtet und für sie anschaulich abgebildet hat (Fig. 36). Den Unterschied zwischen gut und schlecht ernährten Zellen der Insektivoren und die Ausbildung ihrer Vakuolen hat SCHIMPER (1882) für *Sarracenia* und *Drosera* beschrieben.

Ob mechanischer Druck genügt, um an pflanzlichem Protoplasma in rückwandlungsfähiger Weise dieselbe Schaumstruktur hervorzurufen, wie es für tierische Zellen schon wiederholt beschrieben worden ist (vgl. z. B. PROWAZEK 1910, 128, LUNDEGÅRDH 1922, 273), bedarf der Prüfung.

KLEBS (1883, 253) sah das Protoplasma der Euglenen sich nach Druck in rückwandlungsfähiger Weise schaumig desorganisieren.

In den vorliegenden Zusammenhang gehören vielleicht auch die von PRÁT (1924) an *Caulerpa* beobachteten Erscheinungen; werden die Thalli der genannten Alge in Süßwasser gebracht, so bilden sich in ihrem Lumen gallertgefüllte Blasen, deren osmotisches Verhalten PRÁT beschreibt. —

Der großen Zahl von Mitteilungen, die sich mit der pathologischen Neubildung von Vakuolen beschäftigen, entspricht leider bei weitem nicht unsere Einsicht in die Einzelheiten dieses Geschehens und in seine Molekularphysik. Sicher ist zunächst, daß es sich bei den Vorgängen der schaumigen Degeneration um



Neubildung von kleinen Zellsafträumen handelt, und daß diese keineswegs durch neue Lamellen von dem zentralen Zellsaftraum abgetrennt werden, wie es früher (S. 66) für die Vorgänge der Vakuolenfurchung und ähnliche zu beschreiben war. Daß es sich vielmehr tatsächlich um neue Vakuolen handelt, welche niemals Anteile des zentralen Zellsaftraumes waren, wird namentlich in denjenigen Fällen klar, in welchen dieser mit rotem Farbstoff ausgestattet ist, während die neugebildeten pathologischen Vakuolen als farblose Bläschen neben ihm im Protoplasma liegen. Auf den Unterschied, der in Zellen der Insektivoren zwischen gerbstoffhaltigen und gerbstofffreien Vakuolen besteht, hat SCHIMPER (1882) aufmerksam gemacht. Der Erscheinung, daß verschiedenfarbige Vakuolen in der nämlichen Zelle entstehen können (s. oben S. 147), scheint NÄGELI (1855, 16) als erster begegnet zu sein. Seit PFEFFER (1890, 177, 207) wissen wir, daß auch Vakuolen mit ungleichem Inhalte in der lebendigen Zelle miteinander verschmelzen können, oder daß — mit anderen Worten gesagt — auch die zwischen Vakuolen verschiedenen Inhalts gespannte Plasmalamelle zerreißen kann. Untersuchungen darüber, unter welchen Bedingungen normale anthozyanhaltige Vakuolen und anomale farblose miteinander zusammenfließen können, und welche Folgen die Mischung chemisch verschieden zusammengesetzter Flüssigkeitstropfen für die sie umgebende Protoplasmaschicht hat, scheinen noch nicht angestellt worden zu sein.

Zweitens steht fest, daß die neuen Vakuolen des Protoplasmas, an allen beliebigen Stellen in diesem entstehen können, und daß es keinesfalls besonderer Organe bedarf, an deren Vorhandensein und Lage die Neubildungen gebunden wären, wie es DE VRIES (1885) und WENT (1888) annehmen zu sollen glaubten.

Eine der wichtigsten Fragen, deren Beantwortung der Erforschung der schaumigen Degeneration und ihrer Mechanik voranzugehen hat, bezieht sich auf die Herkunft des Wassers, das wir die Vakuolen kranken Protoplasmas füllen sehen: stammt diese Flüssigkeit aus dem Protoplasma selbst? oder ist eine Aufnahme von Wasser von außen oder von innen d. h. aus dem Wassermagazin des Zellsaftraumes eine Voraussetzung der schaumigen Degeneration des Protoplasmas?

Für den Fall, daß das Wasser der anomalen Vakuolen aus dem Protoplasma selbst stammt, wären mancherlei Möglichkeiten

einer Erklärung des Vakuolisationsprozesses vorstellbar. Es wäre möglich, daß dem Protoplasma normalerweise eine Wabenstruktur zugrunde liegt, und daß unter pathologischen Umständen benachbarte Waben zusammenfließen, indem die zwischen ihnen liegenden Wände reißen, so daß sich hier im Submikroskopischen ein Vorgang abspielt, der formal den oben beschriebenen (S. 59 ff.) Vereinfachungen der Plasmakonfiguration gleichzustellen wäre: die sichtbaren Vakuolen wären alsdann von den Waben des Alveolarplasma abzuleiten, wie es STRASBURGER schildert (vgl. LUNDEGÅRDH 1922, 277). Oder aber — bei einem Verzicht auf die Annahme einer schaumigen und anhomogenen Struktur des Protoplasmas müßten wir annehmen, daß unter pathologischen Umständen das Protoplasma an Imbibitionsvermögen einbüßt, d. h. bei homogener Verteilung nicht mehr soviel Wasser in sich zu halten vermag wie früher und bei seiner Entquellung eine Tröpfchenausscheidung zustande kommen läßt. Warum in den uns beschäftigenden Fällen das Entquellungswasser im Protoplasma liegen bleibt, in anderen nach außen abgegeben wird, bleibt unklar.

Nehmen wir an oder stellt sich heraus, daß das Wasser der anomalen Vakuolen vor ihrer Bildung und während ihrer Vergrößerung erst in das Protoplasma von der einen oder anderen Seite eingewandert ist, so wäre zu fragen, welche Kräfte es zu dieser Wanderung veranlaßt haben. Man hat osmotische Kräfte hierfür verantwortlich gemacht und diese von den Verbindungen hergeleitet, welche z. B. beim Alkaliversuch die angewandten Stoffe mit den Eiweißstoffen der Zelle bilden. Zutreffend erinnert aber LUNDEGÅRDH (1922, 277) an den sehr niedrigen osmotischen Druck, den man bei so hochmolekularen Verbindungen erwarten darf. Es muß fraglich scheinen, ob das übliche Osmometerschema uns bei der Erklärung der schaumigen Degeneration wird fördern können, und ob nicht vielmehr eine Berücksichtigung der oben behandelten „anormalen Osmose“ die gewünschten Aufschlüsse bringen kann.

Leider ist nichts über die chemische Natur der Degenerationsvakuolen bekannt. STRASBURGER nennt zwar einmal das Protoplasma „von Zellsaft durchtränkt“ (nach A. MEYER 1920, 406). Der Satz darf aber nicht wörtlich verstanden werden; denn es ist sicher, daß bei weitem nicht alle den Zellsaft kennzeichnenden Stoffe im Protoplasma auftreten. Ebensosicher darf angenommen

werden, daß auch die im Protoplasma sich abscheidenden Zellsaftbläschen eine andere Zusammensetzung haben, als der normale Zellsaft. Ihr Verhalten gegenüber Vitalfarbstoffen wäre zu prüfen.

Auch über das osmotische Verhalten der anomalen Vakuolen fehlen eingehende Untersuchungen; WENT, der im Sinne seiner zytogenetischen Lehre zwischen normalen und pathologischen Vakuolen unterscheidet (1888, 330, 342), hat die Frage nach den osmotischen Eigenschaften dieser und jener zwar gestellt, aber nicht beantwortet (vgl. auch KLEBS 1890, 552).

Neue Gesichtspunkte in die Lehre von der Vakuolisierung des Protoplasmas, die gleichzeitig an die von DE VRIES vorgetragene Auffassung von der Entstehung der Vakuolen erinnert, haben LLOYD & SCARTH (1926) gebracht. Nach ihnen bilden sich im Protoplasma der *Spirogyra*-Zellen unter dem Einfluß stark wasserentziehender Lösungen (0,75—1,0 n-Rohrzucker) pulsierende Vakuolen, die aus den im Plasma vorliegenden „myelin bodies“ hervorgehen sollen.

#### 4. Quellung des Protoplasmas

Daß Protoplasma unter anomalen Bedingungen an Volumen gewinnt, ist oftmals beobachtet worden; in der großen Mehrzahl der Fälle dürfte es sich bei solcher „Quellung“ um eine Begleiterscheinung und Folge der schaumigen Degeneration handeln: die Volumenzunahme kommt nicht eigentlich dem Protoplasma selbst zugute, sondern ist auf Rechnung der in ihm liegenden mehr und mehr heranwachsenden Vakuolen zu setzen.

Als Quellung im engeren Sinne des Wortes werden mit besserem Rechte manche Veränderungen zu bezeichnen sein, die oftmals der schaumigen Degeneration folgen und das Protoplasma wieder zum Status quo ante zurückführen können oder die Struktur des Zellenleibes diesem Zustande wenigstens wieder nähern. Indem nämlich das Protoplasma die in den abnormen Vakuolen angesammelte Flüssigkeit wieder in sich aufnimmt, quillt seine Substanz in demselben Maße an, wie die Vakuolen sich verkleinern; daß schaumige Degeneration reversibel ist, hörten wir bereits vorhin.

Das Auftreten der anomalen Vakuolen und ihr Verschwinden erinnert an die Veränderungen, die bei dem Gefrieren toter Kolloide nach MOLISCH (1897, 7ff.), H. FISCHER (1911, 142ff.) u. a. sichtbar werden: die zum Gefrieren gebrachte Gelatine oder

der Traganth, das Gummi arabicum, Hühnereiweiß usw. nimmt während der Eisbildung eine schwammige Struktur an; die mit Eis gefüllten Hohlräume dürfen wir mit den Vakuolen des schaumig degenerierten Protoplasmas vergleichen. Nach dem Auftauen geht bei manchen der genannten Kolloide die schaumige Struktur wieder verloren, und die Masse wird wieder homogen.

Über die Aufnahme von Wasser aus den Vakuolen seitens des Protoplasmas hat zuerst PFEFFER (1890) sorgfältige Beobachtungen angestellt. Daß nicht nur anomale Vakuolen vom Protoplasma resorbiert werden können, sondern daß auch normale Zellsaftblasen einen Teil ihres Inhaltes an das sie umgebende Protoplasma abgeben können, haben BRENNER (1918, 1920) und STRUGGER (1926) als Wirkung der Säuren auf das Protoplasma beschrieben. In den Wurzelhaaren von *Hordeum* kann nach STRUGGER die an der Spitze der Zellen liegende Vakuole von dem quellenden Protoplasma gänzlich resorbiert werden.

Eine Quellung des Protoplasmas, die erwiesenermaßen nicht auf die Bildung neuer Vakuolen zurückzuführen ist, liegt bei der von HÖFLER studierten Kappenplasmolyse vor (s. o. S. 35 und Fig. 8b).

Bei der Vakuolenkontraktion, wie sie durch Fig. 8a veranschaulicht wird, bleibt das Protoplasma, das sich mit dem der Vakuole entnommenen Wasser imbibiert, vielleicht in manchen Fällen homogen, wie bei der Kappenplasmolyse. Daß es bei jenen Vorgängen keinesfalls immer homogen bleibt, geht aus denjenigen Versuchen hervor, in welchen kontrahierte Vakuolen sich zum Platzen bringen lassen und ihren anthozyangefärbten, deutlich sichtbaren Inhalt in das Protoplasma ausschütten (KÜSTER 1929, s. o. S. 139).

Mit Sicherheit festgestellt ist Quellung des Protoplasmas für die der Aggregation anheimfallenden Zellen der *Drosera*-Tentakeln; bescheidene Grade der Wasseraufnahme sind vielleicht bei jeder Bildung von Plasmafäden und Plasmalamellen im Spiele (s. o. S. 59 ff.).

Wenn sich die in *Sphacelaria* auftretende Zentriolenstrahlung unter dem Einfluß von Mineralsalzen oder in anisoxonischen Lösungen zur Schaumstruktur umwandelt (W. ZIMMERMANN 1923), so sind dabei wohl Quellungsvorgänge im Protoplasma mitbeteiligt.

## Anhang

**Wirkung der Fixiermittel.** — Fällung und Lösung, Bildung von Niederschlägen und Vakuolisierung des Protoplasmas sind Vorgänge, die sich bei Anwendung der üblichen Methoden, wie man sie der zytologischen Untersuchung intakter und mit Hilfe des Mikrotommessers zerlegter Zellen vorausgehen läßt, überall und unvermeidlich abspielen: die Wirkung der Fixiermittel beruht auf der Fällung des Eiweißgehaltes der Zelle; die Einwirkung des Wassers, die auch beim Fixieren der Wirkung der fällenden Mittel vorausgeht, führt zu Lösungserscheinungen und zu Vakuolenbildung. Hierüber hat namentlich A. FISCHER (1899) sich eingehend geäußert.

Der Streit um die Frage, welche von den an der fixierten Zelle wahrnehmbaren Strukturen erst von den angewandten technischen Mitteln erzeugt worden und als Kunstprodukte zu betrachten sind, und welche von ihnen schon in der normalen lebenden Zelle — unsichtbar oder schwer erkennbar — vorliegen, hat immer wieder zu einer vergleichenden Prüfung der verschiedensten fällenden Mittel und der verschiedenen Anwendungsweisen geführt. Die Ergebnisse solcher Untersuchungen haben für den Zellenmorphologen größeres Interesse als für den Pathologen. Ich begnüge mich damit, auf die in den bekannten Handbüchern der Mikrotechnik mitgeteilten Beobachtungen zu verweisen und von den Autoren der jüngsten Zeit A. MEYER (1920, 468ff.), MARTENS (1928) und namentlich YAMAHA (1926, 1927) zu nennen.

Gerbstofffällungen und andere Zellsaftniederschläge. — Ebenso glaube ich auch diejenigen Fällungsmethoden hier mit einigen kurzen Hinweisen erledigen zu dürfen, die für den Physiologen, insbesondere den um die Erforschung der Protoplasmachemie und den Stoffwechsel des lebendigen Zellinhaltes bemühten, große Bedeutung haben, für die vom Pathologen gesuchte Erkenntnis aber zunächst nur beiläufig einige Beiträge zu bringen vermochten.



Auch unabhängig von den als Fixiermittel bekannten Stoffen entstehen im Protoplasma Fällungen aller Art unter der Einwirkung der verschiedensten chemischen Mittel.

Groß ist die Zahl der Forscher, die sich mit der Fällung des in lebendigen Pflanzenzellen liegenden Gerbstoffes befaßt haben. Auf solche laufen vermutlich alle diejenigen Untersuchungen hinaus, die zuerst von BOKORNY und LOEW ausgeführt, von anderen Autoren kritisch wiederholt worden sind. Durch alkalische Lösungen verschiedener Art, namentlich durch 0,1—5proz. Lösungen von Koffein und Antipyrin lassen sich im Protoplasma und Zellsaft glänzende Tropfen zum Ausfallen bringen, die sog. Proteosomen. LOEW & BOKORNY (vgl. z. B. 1882, 1889, 1892; BOKORNY 1888) haben diesen Fällungen besondere Bedeutung für die Beurteilung des Lebens der Zelle beigemessen und die Substanz, welche durch die genannten Reagenzien gefällt wird, als „aktives Eiweiß“ angesprochen. In der Tat hat sich gezeigt, daß nur unbeschädigte lebende Zellen die beschriebene Fällungsreaktion, geschädigte und verletzte sie nicht mehr geben; nach HULLERET (1928) treten nach Formol- und Chloroformbehandlung die Niederschläge nur im Zellsaft, nicht mehr im Protoplasma auf (*Spirogyra*). Die Lehre vom aktiven Eiweiß hat aber gleichwohl wenig Zustimmung gefunden; vielmehr ist die von PFEFFER (1886, 1889) und KLEMM (1892) vertretene Auffassung herrschend geworden, nach welcher es sich bei jenen Fällungen um Gerbstoff handelt (KLERCKER 1889). Wenn die Reaktion nur an ungeschädigten lebenden Zellen zu beobachten ist, und daher für sie die Bedeutung einer Lebensreaktion in Anspruch genommen wird, so findet diese Auffassung LOEWS & BOKORNYs darin ihre Berechtigung, daß tote Zellen sehr schnell nach WISSELINGH (1914) ihren Gerbstoffgehalt exosmieren lassen und hiernach keine Koffeinreaktion mehr geben können (vgl. hiergegen LOEW & BOKORNY 1911; LOEW 1917, 1922; JANSON 1920). Eingehend hat sich ČAPEK (1910) mit der Frage nach dem Verhalten toter und lebender Zellen befaßt; die Lehre, daß nur intakte lebende Zellen die Koffeinreaktion zu geben vermögen, trifft nach ihm nur dann zu, wenn man sie nur auf die Entstehung der nach Koffeinbehandlung sichtbaren großen Myelintropfen in den Zellen der *Echeveria* oder auf die großen von Anthozyan rotgefärbten Tropfen in den Zellen von *Saxifraga* und auf ähnliche Fällungen beziehen will. „Solche Bilder sieht man allerdings nur in lebenden Zellen. Hin-

gegen erhält man feinkörnige Koffeinfällungen, braune Trübungen durch Koffein und Ammoniak auch bei Zellen, die sicher tot sind. Offenbar reicht nur die hohe Konzentration der gerbstoffreichen Zellinhalte in Zellen mit intakter Plasmahaut aus, um die myelinartigen Niederschlagsformen mit Koffein zu gestatten; wird die Plasmahaut durch Tötung der Zelle mehr oder weniger leicht für den Gerbstoff durchlässig, so ist die Konzentration zur Erzeugung der Myelinformen nicht mehr hinreichend, und es sind nur feine Niederschläge oder braune Trübungen erhältlich. Ja schließlich treten nur leicht hellbraune Färbungen und gar keine Reaktion mit Koffein ein“.

Im Zellsaft können unter der Einwirkung sehr verschiedener Mittel, physikalischer und chemischer Agenzien, Niederschläge ausfallen.

Wenn durch Wasserentzug die Lösung, welche die Vakuole füllt, übersättigt wird, kann es in ihr zur Ausfällung der verschiedensten im Zellsaft gelösten Stoffe kommen. Auch durch Erschütterungen kann vielleicht in besonderen Fällen die Bildung von Niederschlägen in der lebendigen Zelle ausgelöst werden (BERTHOLD 1886, 67). Wenn nach dem Absterben einer Zelle Stoffe in ihr ausfallen, die vorher gelöst waren, so ist hierfür vielleicht mit PFEFFER auch das Aufhören des Turgordrucks verantwortlich zu machen.

Mit sehr schönen Beispielen, welche die vitale Ausfällbarkeit der in lebenden Zellen enthaltenen Stoffe durch Temperaturerniedrigung demonstrieren lassen, hat MOLISCH (1905) bekannt gemacht. Die Zellen des Rotkrautes (*Brassica oleracea*) enthalten Anthozyan oftmals bis zur Sättigung im Zellsaft gelöst; bei 35° ist der Farbstoff überall in Lösung; bei Abkühlung auf fast 0° fällt er in der lebenden Zelle kristallinisch aus.

LIDFORSS gibt an, daß die Inhaltsstoffe der Zellen von *Potamogeton* schon durch Erschütterung ausgefällt werden können (1898, 310) — vermag aber keine zwingenden Argumente anzuführen. —

Daß nach Zuführung fremder Stoffe in der Zelle und insbesondere im Zellsaft Ausfällungen zustande kommen können, hat PFEFFER (1886) als erster durch Behandlung der Zellen mit ungiftigen Anilinfarben gezeigt. In vielen Objekten bilden sich körnige oder kristallinische Niederschläge, für deren Bildung nach PFEFFER in erster Linie die Gerbstoffe der Zelle verantwortlich

zu machen sind (Fällungen in Zellen von *Zygnema*, *Spirogyra*, *Lemna*, *Azolla* usw. mit Methylenblau: OVERTONS Beobachtungen an *Utricularia* 1899, 193, ferner SCARTH 1926 u. a. m.). Daß auch mancherlei andere Stoffe der Pflanzenzelle sich mit den zugeführten Farbstoffen verbinden, und daß alsdann auch in gerbstofffreien Zellen intrazelluläre Niederschläge nach Farbstoffbehandlung auftreten können, hat z. B. KLEBS (1919) für Farnprothallien gezeigt.

Fällung der Eiweißstoffe des Zellsaftes erreicht man bei Untersuchung der Samen vieler Pflanzen durch Behandlung mit Säuren ( $\text{HNO}_3$ ) und Salzlösungen (10 %  $\text{KNO}_3$ ) — nach WAKKER (1888, 466).

Die bei Plasmolyse in den anthozyanreichen Zellen von *Rhoeo* ausfallenden Kugeln sind allen mikroskopierenden Pflanzenphysiologen bekannt. Nach ZIMMERMANN (1892) verschwinden die Niederschläge wieder, wenn man die Zellen deplasmolysiert.

Zum klassischen Objekt für Untersuchung der durch „plasmolytische Ausscheidung“ im Zellsaft ausfallenden Stoffe sind seit PFEFFERS Arbeiten die Wurzeln von *Azolla caroliniana* geworden (1886, 245): schon bei Anwendung schwacher Mittel (3 %  $\text{KNO}_3$ ) fällt oftmals der Gehalt des Zellsaftes an gerbsaurem Eiweiß in Form kleiner Kügelchen aus, die zu ansehnlich großen Blasen zusammenfließen können. Läßt man die Plasmolyse wieder zurückgehen, so schwinden auch die Niederschläge wieder, ohne einen Rückstand zu hinterlassen. Wenn die Zellen absterben, können die Gerbstoffkugeln in eine unlösliche Modifikation übergeführt werden. Ebensolche Gerbstoffkugeln haben offenbar auch LINSBAUER bei seinen vital gefärbten Schließzellenpräparaten vorgelegen (1927).

Ähnliche Beobachtungen wie PFEFFER teilen z. B. KLERCKER (1889, 29) für *Doronicum*, *Quercus* u. a. und LIDFORSS (1898, 309) für *Potamogeton* mit. KLERCKER (1889, 31) hat das Erstarren der Gerbstoffblasen beschrieben — es beginnt an der Peripherie der Kugeln und verwandelt diese allmählich in eine feste, brüchige Masse. Derselbe Forscher macht für diese Umwandlung irgendwelche im Protoplasma enthaltenen Stoffe verantwortlich.

Die Haut, welche die Gerbstoffblasen umspannt, haben NÄGELI & SCHWENDENER (1867, 492; 1877, 491) zuerst gesehen. Man kann die Blasen durch Erhitzung wie durch Deplasmolyse zum Platzen bringen und ihre Hüllen hierbei deutlich sichtbar werden lassen.

Diese sind als Niederschlagsmembranen im Sinne TRAUBES aufzufassen und bestehen nach KLERCKER (1889, 46) aus gerbsaurem Eiweiß. Diese Membranen haben ähnliche osmotische Eigenschaften wie die von E. SCHNEIDER (1925) auf der Oberfläche toter Protoplasten durch Tanninbehandlung erzeugten Gerbungs- und Niederschlagslamellen, deren Semipermeabilität den toten Zellenleibern eine „sekundäre“ Plasmolysierbarkeit verleiht. Der erste, der auf plasmatischen Gebilden semipermeable Niederschlagsmembranen erzeugte, scheint DE VRIES gewesen zu sein (1885, 522), der mit solchen sogar leck gewordene Tonoplasten wieder zu dichten vermochte. DE VRIES verfuhr in der Weise, daß er *Spirogyra*-Zellen mit einer 10proz.  $\text{KNO}_3$ -Lösung behandelte, der eine geringe Menge Eisenazetat zugesetzt worden war. Beim Erwärmen der Präparate sah DE VRIES nach einiger Zeit eine der Vakuolen platzen, und es entstand ein dunkelblauer Niederschlag aus gerbsaurem Eisen. „Dieser schien den Riß nach Art einer Niederschlagsmembran zu verstopfen; denn einige Sekunden später zerriß die Vakuole nochmals, aber an einer anderen Stelle, und es bildete sich wiederum ebenso plötzlich ein dem vorigen gleiches Präzipitat. Die Wand der Vakuole war nur etwas zusammengefallen und ohne Glanz, also wohl auch ohne Spannung.“ — Zu den Befunden und Vermutungen DE VRIES' darf ich bemerken, daß geplatzte Vakuolenhüllen auch ohne Wirkung und Hilfe von Niederschlagsmembranen wieder dicht werden können (KÜSTER 1927 b).

PFEFFER fiel bereits auf, daß in den Zellen mancher Pflanzen — trotz ihrem hohen Gehalte an gerbsauren Proteinstoffen — sich keine plasmolytischen Ausscheidungen erzielen lassen (PFEFFER 1886, 247; KLERCKER 1889, 32); welche Stoffe in solchen Fällen — *Spirogyra*, *Euphorbia* — die gerbsauren Verbindungen vor der Ausfällung „schützen“, ist nicht bekannt.

Import fremder Stoffe in den lebenden Protoplasten. — PFEFFER (1890, 166ff.) hat gezeigt, daß die im Zellsaft beim normalen Ablauf der Lebensvorgänge entstehenden Produkte ebenso wie die nach irgendwelchen Eingriffen in ihm ausgefällten Substanzen sich dem Protoplasma einverleiben können. Daß auch von außen her fremde Körper — lebendige wie tote — in die Zelle und in das lebendige Protoplasma eindringen und in ihm lange eingeschlossen bleiben können, ohne es zu töten, lehren die Vorgänge der intrazellularen Symbiose und die zuerst von

PFEFFER (1890, 169ff.) durchgeführten Versuche. PFEFFER vermochte Carminkörnchen in das Protoplasma verwundeter *Vaucheria*-Schläuche einzupressen. KLEMM glaubt, daß gelegentlich auch tote Protoplasmaaballen in die lebendige Substanz eingeführt werden können (1894, 23). HEILBRONN (1922) vermochte kleine Eisenkügelchen in das lebendige Protoplasma der Myxomyceten einzubetten und mit Hilfe des Magneten in ihm zu verlagern.

Betrachtungen über die Aufschlüsse, die sich von einer Einführung wasserlöslicher Farbstoffsubstanz in das lebendige Protoplasma versprechen lassen, hat PFEFFER bereits 1877 angestellt.

Import von wasserlöslichen Farbstoffen, die durch lebendiges Protoplasma nicht zu permeieren vermögen, gelingt ohne Mühe dann, wenn man geeignete, widerstandsfähige Zellen (Epidermen von *Allium cepa*) anschneidet und in Farbstofflösungen einträgt, so daß diese in den eröffneten Zellsaftraum diffundieren können. Durch Plasmolyse bringt man dann die das Trauma überlebenden Vakuolenhüllen zur Kontraktion, so daß sie sich (vgl. oben S. 139) um die aufgenommene Farbstofflösung zu einer allseits geschlossenen plasmatischen Hülle formen (KÜSTER 1929; vgl. auch PFEFFER 1890, 238).

Daß man Lösungen zellenfremder Stoffe mit einer Kanüle in die großen Zellen der *Valonia* einführen und die Kanüle in die Stichwunde einheilen lassen kann, ist in OSTERHOOTS Schule wiederholt gezeigt und nutzbar gemacht worden.

Import von Anteilen des Zellkerns in das Protoplasma ist in zellenmorphologischen Abhandlungen beschrieben worden, die sich mit den „extranuklearen Nukleolen“ beschäftigen — soweit es sich bei diesen nicht um nukleolenähnliche Niederschläge des Plasmas, sondern nachweislich um ausgestoßene Anteile des Zellkerns handelt. Solche konnte NĚMEC (1899) unter dem Einfluß der Plasmolyse ins Protoplasma abwandern sehen. Die Morphologie der „extranuklearen Nukleolen“ ist erst ungenügend erforscht; über ihre Wirkung auf das Protoplasma, nach der die Zellenpathologie fragen möchte, ist nichts bekannt.



## Literaturverzeichnis

- ACQUA, C. 1891a. Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale. *Malpighia* **5**, 1.
- ACQUA, C. 1891b. La quistione dei „tonoplasti“ e del loro valore. *Malpighia* **5**, 106.
- ACQUA, C. 1910. Sulla formazione della parete e sull' accrescimento in masse di plasma prive di nucleo. *Ann. di Bot.* **8**, 43.
- ADDOMS, R. M. 1923. The effect of the hydrogen ion on the protoplasm of the root hairs of wheat. *Amer. journ. of bot.* **10**, 211.
- ADDOMS, R. M. 1927. Toxicity as evidenced by changes in the protoplasmic structure of root hairs of wheat. *Americ. journ. of bot.* **14**, 147.
- ÅKERMAN, Å. 1915. Studier över trädlika protoplasmabildningar i växtcellerna. *Lunds univ. arsskr. N. F., Avd. 2*, **12**, No. 4.
- ÅKERMAN, Å. 1917. Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von *Drosera rotundifolia*. *Botan. Notiser* **145**.
- ALBACH, W. 1928. Zellenphysiologische Untersuchungen über vitale Protoplasmafärbung. *Protoplasma* **5**, 412.
- ALBACH, W. 1929. Mikrorespirometrische Untersuchungen über den Einfluß der Vitalfärbung und der Plasmolyse auf die Atmung von Pflanzenzellen. *Protoplasma* **7**, 395.
- ANDREWS, F. M. 1903. Die Wirkung der Centrifugalkraft auf Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **38**, 1.
- ANDREWS, F. M. 1915. Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **56**, 221.
- ANDREWS, F. M. 1927. The embryo-sac and pollen of *Epigaea repens*. *Beih. z. botan. Zentralbl. Abt. 1*, **44**, 264.
- ARZICHOVSKY. 1916. *Bull. acad. imp. Sc. Petersburg*, 1050; zitiert nach LEPESCHKIN 1924, 196.
- BALBIANI, E. G. 1898. Etudes sur l'action des sels sur les infusoires. *Arch. anat. micr.* **2**, 518.
- BASSARSKAJA, M. 1928. Einfluß der Zentrifugalkraft auf die Permeabilität des Plasma von pflanzlichen Zellen. *Žurnal eksper. biol. i medic.* **9**, 438; russisch; vgl. *Ber. wiss. Biol.* **9**, 1929, 280.
- BEAUVÉRIE, J. 1926. Sur les bases cytologiques de la théorie du mycoplasma. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris* **182**, 147.
- BEHRISCH, R. 1926. Zur Kenntnis der Endodermiszelle. *Ber. d. D. bot. Ges.* **44**, 162.

- BENECKE, W. 1900. Über farblose Diatomeen der Kieler Förde. Jahrb. f. wiss. Bot. **35**, 535.
- BENECKE, W. & JOST, L. 1923/24. Pflanzenphysiologie **1**, 1924 u. **2**, 1923, Jena.
- BENSON, M. 1894. Contribution to the embryology of the Amentiferae I. Trans. Linn. Soc., Botany, London **3**, 409.
- BERSA, E. & WEBER, FR. 1922. Reversible Viskositätserhöhung des Cytoplasmas unter der Einwirkung des elektrischen Stromes. Ber. d. D. Bot. Ges. **40**, 254.
- BLACKMAN, V. H. 1921. Osmotic pressure, root pressure and exudation. New Phytol. **20**, 106.
- BOAS, FR. 1928. Die Pflanze als kolloides System. Naturwissenschaft und Landwirtschaft H. 14. Freising-München.
- BOBILIOFF-PREISSER, W. 1917 a. Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen. Beih. z. botan. Zentralbl. Abt. I, **33**, 248.
- BOBILIOFF-PREISSER, W. 1917 b. Zur Physiologie des Pollens. Beih. z. botan. Zentralbl. Abt. I, **34**, 459.
- BÖHM, J. A. 1856. Beiträge zur näheren Kenntnis der Chlorophylls. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturw. Kl. **22**, 479.
- BÖRGER, H. 1926. Über die Kultur von isolierten Zellen und Gewebsfragmenten. Arch. f. exper. Zellforsch. **2**, 123.
- BOKORNY, TH. 1888. Über die Einwirkung basischer Stoffe auf das lebende Protoplasma. Jahrb. f. wiss. Bot. **19**, 206.
- BOKORNY, TH. 1889. Über Aggregation. Jahrb. f. wiss. Bot. **20**, 427.
- BOKORNY, TH. 1890. Zur Kenntnis des Cytoplasmas. Ber. d. D. Bot. Ges. **8**, 101.
- BOKORNY, TH. 1892. Zur Proteosomenbildung in den Blättern der Crassulaceen. Ber. d. D. Bot. Ges. **10**, 619.
- BOKORNY, TH. 1892. Bemerkung zu P. KLEMM: Über die Aggregationsvorgänge in Crassulaceenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges. **10**, 318.
- BOKORNY, TH. 1895. Einige vergleichende Versuche über das Verhalten von Pflanzen und niederen Tieren gegen basische Stoffe. Plügers Arch. f. d. ges. Physiol. **59**.
- BOKORNY, TH. 1896. Vergleichende Studien über die Giftwirkung verschiedener Substanzen bei Algen und Infusorien. Plügers Arch. f. d. ges. Physiol. **64**.
- BOKORNY, TH. 1928. Zur Kenntnis des kolloidalen Eiweißinhaltes der lebenden Pflanzenzelle. Kolloid-Zeitschr. **44**, 166.
- BORESCH, K. 1914. Über fadenförmige Gebilde in den Zellen von Moosblättern und Chloroplastenverlagerung bei *Funaria*. Zeitschr. f. Bot. **6**, 97.
- BORZI, A. 1886. Le comunicazioni intracellulari delle Nostochinee. Malpighia **1**, 28.

- BOWER, F. O. 1883. On plasmolysis and its bearing upon the reduction between cell wall and protoplasm. *Quart. Journ. Micr. Sc.* **23**.
- BRAND, F. 1903. Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **21**, 302.
- BRAND, F. 1908a. Weitere Bemerkungen über *Porphyridium cruentum* (Ag.) NAEG. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **26a**, 540.
- BRAND, F. 1908b. Über Membran, Scheidewände und Gelenke der Algengattung *Cladophora*. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **26**, 114.
- BREMER, G. 1926. Een cytologisch onderzoek van strepenziekte bij suikerriet en andere planten. *Arch. suiker industr. Nederl.-Indie* **11**, 337.
- BRENNER, W. 1918. Studien über die Empfindlichkeit und Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Säuren und Basen. *Öfvers. Finska Vetensk.-Soc. Förhandl.* **60**, No. 4.
- BRENNER, W. 1920. Über die Wirkung von Neutralsalzen auf die Säureresistenz, Permeabilität und Lebensdauer der Protoplasten. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **38**, 277.
- BRILLIANT, B. 1927. Les formes de la plasmolyse produites par des solutions concentrées de sucres et de sels dans les cellules de *Mnium* et de *Catharinea*. *Compt. Rend. Acad. Sc. de l'Urss*, 155.
- BRINK, R. A. 1924. The physiology of pollen. I, II, III, IV. *Americ. journ. of bot.* **11**, 218, 283, 351, 417.
- BRINLEY, F. J. 1927. Penetration of hydrogen cyanide into living cells. *Protoplasma* **2**, 385.
- BROWN, W. H. 1908. The nature of the embryo sac of *Peperomia*. *Bot. Gaz.* **46**, 445.
- BROWN, W. H. 1910. The exchange of material between nucleus and cytoplasm in *Peperomia Sintonisii*. *Bot. Gaz.* **49**, 189.
- BRÜCKE, E. 1862. Das Verhalten der sog. Protoplasmaströme in den Brennhaaren von *Urtica urens* gegen die Schläge des Magnetelektromotors. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.* **46**, Abt. II 1; vgl. OSTWALD, W., *Klassiker der exakten Naturwissenschaften* Nr. 95, 1892.
- BRUDNY, V. 1908. Über die Beziehungen der Färbbarkeit der Bakterien nach GRAM und ihrer Permeabilität. *Zentralbl. f. Bakteriöl. Abt. II*, **21**, 67.
- BUCHHOLZ, J. T. & BLAKESLEE, A. F. 1927. Abnormalities in pollen-tube growth in *Datura* due to the gene „Tricarpel“. *Proc. Nat. Acad. Sc. U. S. A.* **13**, 242.
- BURGEFF, H. 1915. Untersuchungen über Variabilität, Sexualität und Erbllichkeit bei *Phycomyces nitens* KUNZE. *Flora* **107**, 259.
- BÜNNING, E. 1926a. Untersuchungen über die Koagulation des Protoplasmas bei Wundreizen. *Botan. Arch.* **14**, 138.

- BÜNNING, E. 1926 b. Untersuchungen über Reizleitung und Reizreaktionen bei traumatischer Reizung von Pflanzen. *Botan. Arch.* **15**, 4.
- CAMPBELL, D. H. 1899. Die Entwicklung des Embryosackes von *Papaveria pellucida* KUNTH. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **17**, 452.
- CHAMBERS, R. & REZNIKOFF, P. 1926. Micurgical studies in cell physiology. I. The action of the chlorides of Na, K, Ca and Mg on the protoplasm of *Amoeba proteus*. *Journ. of gen. physiol.* **8**, 369.
- CHIEN, S. S. 1917. Peculiar effects of Barium, Strontium and Cerium on *Spirogyra*. *Botan. Gaz.* **63**, 406.
- CHODAT, R., & BOUBIER, A. M. 1898. Sur la plasmolyse et la membrane plasmique. *Journ. de bot.* **12**, 118.
- CHODAT, R., & BOUBIER, A. M. 1900. Sur la membrane périplasmique. *Journ. de bot.* **14**, 1.
- CHODAT, R., & ZOLLIKOFER, R. 1892. Les trichomes capités du *Dipsacus* et leurs filaments vibrants. *Arch. sc. phys. et nat.* Genève **28**, 89.
- CHOLNOKY, B. v. 1928. Über die Wirkung von hyper- und hypotonischen Lösungen auf einige Diatomeen. *Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* **19**, 452.
- CHOLODNY, N. 1923. Zur Frage über die Beeinflussung des Protoplasmas durch mono- und bivalente Metallionen. *Beih. z. Bot. Zentralbl.* Abt. I, **39**, 231.
- CHOLODNY, N. 1924. Über Protoplasmaveränderungen bei Plasmolyse. *Biochem. Zeitschr.* **147**, 22.
- COHN, F. 1877. Über schwingende Fäden an den Drüsenköpfchen der *Dipsacus*-Blätter. *Ber. schles. Ges. f. vaterländ. Kultur, Botan. Sekt.* 50; vgl. auch *Tagebl. Versamml. d. Naturf. u. Ärzte, München* 1877.
- COLLANDER, R. 1920. Versuche zum Nachweis elektrolytischer Vorgänge bei der Plasmolyse. *PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol.* **185**, 224.
- COLLANDER, R. 1921. Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **60**, 354.
- CORRENS, C. 1889. Kulturversuche mit dem Pollen von *Primula acaulis*. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **7**, 265.
- COUPIN, H. 1909. Sur la cytologie et la tératologie des poils absorbants. *Rev. gén. de Bot.* **21**, 242.
- CZAJA, A. TH. 1928. Entwicklungsmechanik der Pflanzen. PÉTERFI's Methodik der wissenschaftl. Biologie **2**, 608.
- CZAPEK, F. 1910 a. Über Fällungsreaktionen in lebenden Pflanzenzellen und einige Anwendungen derselben. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **28**, 147.
- CZAPEK, F. 1910 b. Versuche über Exosmose aus Pflanzenzellen. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **28**, 159.
- CZAPEK, FR. 1911. Über eine Methode zur direkten Bestimmung der Oberflächenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen. *Jena*.
- DARWIN, CH. 1876. Insektenfressende Pflanzen. Deutsche Übersetzung, Stuttgart.

- DARWIN, CH. 1882. The action of carbonate of ammonia on the roots of certain plants. Linn. Soc. Journ. Bot. **19**, 239.
- DARWIN, FR. 1867. The process of aggregation in the tentacles of *Drosera rotundifolia*. Microsc. Journ. N. S. **16**, 309.
- DARWIN, FR. 1877. On the protrusion of protoplasmic filaments from the glandular hairs on the leaves of the common teasel (*Dipsacus sylvestris*). Quart. Journ. of microsc. Sc., july.
- DEGEN, A. 1905. Untersuchungen über die kontraktile Vakuole und die Wabenstruktur des Protoplasmas. Botan. Zeitg. **63**, 163.
- DEHNECKE, C. 1881. Einige Beobachtungen über den Einfluß der Präparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasma der Pflanzenzellen. Flora **64**, No. 1 u. 2.
- DEMETER, K. 1923. Über „Plasmoptysen“-Mykorrhiza. Flora **116**, 405.
- DOP, P. 1914. Recherches sur le rôle des différenciations cytoplasmiques des suçoirs micropylaires de l'albumen des *Veronica persica* etc. Rev. gén. de bot. **25**, 167 (vgl. auch Compt. Rend. Acad. Sc. Paris 1913, **156**, 1922).
- DOSTÁL, R. 1928. Zur Vitalfärbung und Morphogenese der Meeressiphonien. Protoplasma **5**, 168.
- DUFRENOY, J. 1927. Modifications cytologiques des cellules des poils de *Drosera rotundifolia*. Compt. Rend. Soc. Biol. **96**, 86.
- DUJARDIN, F. 1835. Recherches sur les organismes inférieurs. III. Sur les prétendus estomacs des animalcules infusoires et sur une substance appelée Sarcode. Ann. Sc. nat. série II, zoologie **4**, 364.
- DUTROCHET. 1838. Sur la circulation des fluides chez le *Chara fragilis*. Ann. sc. nat. série II, **9**.
- ELFVING, FR. 1879. Studien über die Pollenkörner der Angiospermen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. **13**, 1.
- ERIKSSON, J. 1911/12. Der Malvenrost (*Puccinia malvacearum* Mout.), seine Bedeutung, Natur- und Entwicklungsgeschichte. N. Svenska Vetensk. Akad. Handl., N. F. **47**, 125 pp.
- ERNST, A. & BERNARD, CH. 1912. Beiträge zur Kenntnis der Saprophyten Javas. IX. Entwicklungsgeschichte des Embryosackes und des Embryos von *Burmannia candida* ENGL. und *B. Championii* THW. Ann. jard. bot. Buitenzorg, sér. II, **10**, 161.
- EWART, A. 1903. On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford.
- FAMINTZIN, A. 1867. Die Wirkung des Lichtes auf Algen und einige andere ihnen nahe verwandte Organismen. Jahrb. f. wiss. Bot. **6**, 1.
- FERGUSON, M. C. 1913. Included cytoplasm in fertilization. Bot. Gaz. **56**, 501.
- FISCHER, A. 1891. Die Plasmolyse der Bakterien. Sitzungsber. Sächs. Ges. Wiss., math. Kl. **52**.
- FISCHER, A. 1895. Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot. **27**, 1.



- FISCHER, A. 1897. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena.
- FISCHER, A. 1899. Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Jena.
- FISCHER, A. 1900. Die Empfindlichkeit der Bakterienzelle und das baktericide Serum. Zeitschr. f. Hyg. **35**, 1.
- FISCHER, A. 1903. Vorlesungen über Bakterien. 2. Aufl., Jena.
- FISCHER, A. 1906. Über Plasmoptyse der Bakterien. Ber. d. D. Bot. Ges. **24**, 55.
- FISCHER, H. 1911. Gefrieren und Erfrieren, eine physicochemische Studie. Beitr. z. Biol. d. Pflanzen **10**, 133.
- FITTING, H. 1920. Untersuchungen über die Aufnahme und über anomale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff. Jahrb. f. wiss. Bot. **59**, 1.
- FLACH, P. 1925. Zytologische Untersuchungen über die Gefäßbildung bei *Cucurbita pepo*. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, **133**, 265.
- FLURI, M. 1909. Der Einfluß der Aluminiumsalze auf das Protoplasma. Flora **99**, 81.
- FREUNDLICH, H. 1928. Über Thixotropie. Kolloid-Zeitschr. **46**, 289.
- FRITSCH, F. E. & HAINES, F. M. 1923. The Moisture-relations of Terrestrial Algae. II. The changes during exposure to drought and treatment with hypertonic solutions. Ann. of Bot. **37**, 683.
- FUHRMANN, F. 1910. Die Geißeln von *Spirillum volutans*. Zentralbl. f. Bakteriöl. Abt. II, **25**, 129.
- GAIDUKOV, N. 1910. Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. Jena.
- GAIDUKOV, N. 1929. Das Protoplasma als dynamischer Begriff. Protoplasma **6**, 162.
- GARBOWSKY, L. 1906. Plasmoptyse und Abrundung bei *Vibrio proteus*. Ber. d. D. Bot. Ges. **24**, 477.
- GARBOWSKY, L. 1907. Gestaltsveränderung und Plasmoptyse. Arch. f. Protistenkunde **9**, 53.
- GARDINER, W. 1885. On the phenomena accompanying stimulation of the gland-cells in the tentacles of *Drosera dichotoma*. Proceed. R. Soc. London **39**, 229.
- GEORGEVITCH, P. 1910. Über den Einfluß von extremen Temperaturen auf die Zellen der Wurzelspitze von *Galtonia candicans*. Beih. z. Botan. Zentralbl. **25**, Abt. 1, 127.
- GERASSIMOFF, J. J. 1901. Über den Einfluß des Kernes auf das Wachstum der Zelle. Bull. Soc. imp. Nat. Moscou.
- GERASSIMOFF, J. J. 1904. Zur Physiologie der Zelle. Bull. Soc. imp. Nat. Moscou.
- GERTZ, O. 1926. Zur Physiologie der Rhizoidenbildung bei den Brutkörpern von *Lunularia cruciata* (L.) Dum. Lunds Univ. Årskr. N. F., Avd. 2, Bd. **22**, No. 3, 63 pp.

- GIAJA, J. 1919. Emploi des ferments dans les études de physiologie cellulaire: Le globe de levure dépouillé de sa membrane. *Compt. Rend. Soc. Biol.* **82**, 719.
- GIBBS, R. D. 1926. The action of ultra-violet light on *Spirogyra*. *Transact. R. Soc. Canada, sect. V*, **20**, pt. 2, 419.
- GICKLHORN, J. & WEBER, FR. 1927. Über Vakuolenkontraktion und Plasmolyseform. *Protoplasma* **1**, 427.
- GÜBEL, K. 1893. Pflanzenbiologische Schilderungen **2**, Marburg.
- GÖTZE, H. 1918. Hemmung und Richtungsänderung begonnener Differenzierungsprozesse bei Phycomyceten. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **58**, 337.
- GOLDSTEIN, B. 1927. The x-bodies in the cells of dahlia plants affected with mosaic disease and dwarf. *Bull. Torrey Bot. Club* **54**, 285.
- GOLDSTEIN, B. 1928. Nuclear form as related to functional activities of normal and pathological cells. *Bot. Gaz.* **86**, 365.
- GRAFE, V. 1924. Methodik der Permeabilitätsbestimmung bei Pflanzenzellen. *Abderhaldens Handb. d. biolog. Arbeitsmeth. Abt. 11, Teil 2*, 29.
- GRAVIS, A. 1898. Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. au point de vue de l'organisation générale des Monocotylées et du type Commelinées en particulier. *Mém. cour. et mém. des savants étrangers, Acad. R. Belgique* **57**.
- GREELEY, A. W. 1901. On the analogy between the effects of loss of water and lowering of temperature. *Americ. journ. physiol.* **6**, 112.
- GRÜTTNER, A. 1897. Über die Erzeugung kernloser Zellen und über das Verhalten von in Teilung begriffenen Zellen gegenüber anästhetisch wirkenden Mitteln. Dissertation Erlangen.
- GUILLIERMOND, A. 1927. Recherches sur l'appareil de Golgi dans les cellules végétales et sur ses relations avec le vacuome. *Arch. d'anat. micr.* **23**, 1.
- GUTTENBERG, H. v. 1905. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. Leipzig.
- HABERLANDT, G. 1887. Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena.
- HABERLANDT, G. 1889. Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I*, **98**, 190.
- HABERLANDT, G. 1902. Culturversuche mit isolierten Pflanzenzellen. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I*, **111**, 69.
- HABERLANDT, G. 1919a. Zur Physiologie der Zellteilung. 3. Mitteilung. Über Zellteilungen nach Plasmolyse. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin*, Nr. 20, 322.
- HABERLANDT, G. 1919b. Zur Physiologie der Zellteilung. 4. Mitteilung: Über Zellteilungen in *Elodea*-Blättern nach Plasmolyse. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin*, Nr. 29. 721.

- HABERLANDT, G. 1920. Zur Physiologie der Zellteilung. V. Mitteilung: Über das Wesen des plasmolytischen Reizes bei Zellteilungen nach Plasmolyse. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin, Nr. 11. : 23.
- HABERLANDT, G. 1925. Über das Verhalten der Schließzellen gebürsteter Laubblätter von *Alnus glutinosa*. Ber. d. D. Bot. Ges. **43**, 198.
- HANNIG, E. 1911. Über die Bedeutung der Periplasmodien. Flora **102**, 209.
- HANSTEEN-CRANNER, B. 1919. Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand und der plasmatischen Grenzschichten. Ber. d. D. Bot. Ges. **37**, 380.
- HANSTEIN, J. 1872. Über die Lebensfähigkeit der *Vaucheria*-Zellen. Sitzungsber. Niederrhein. Ges. Bonn.
- HANSTEIN, J. 1880. Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas II: Reproduktion und Reduktion der *Vaucheria*-Zellen. Botan. Abhandl. **4**, 45, Bonn.
- HARTMANN, O. 1919. Über den Einfluß der Temperatur auf Plasma, Kern und Nucleolus und cytologische Gleichgewichtszustände. Zellphysiologische Experimente an Pflanzen. Arch. f. Zellforsch. **15**, 177.
- HARTSEMA, A. M. 1924. Over het ontstaan van sekundaire meristemen op de bladeren van *Begonia rex*. Dissertation Utrecht 74pp.
- HAUPTFLEISCH, P. 1892. Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **24**, 173.
- HECHT, K. 1912. Studien über den Vorgang der Plasmolyse. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **11**, 137.
- HEIDENHAIN, M. 1907. Plasma und Zelle. I. Abt. Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse. 1. Lieferung. Jena.
- HEIDENHAIN, R. 1861. Studien des physiologischen Institutes zu Breslau. Heft 1.
- HEILBRONN, A. L. 1912. Über Plasmaströmungen und deren Beziehung zur Bewegung umlagerungsfähiger Stärke (vorl. Mitteilung). Ber. d. D. Bot. Ges. **30**, 142.
- HEILBRONN, A. 1918. Über Methoden zur Messung der Protoplasma-viscosität. Ber. d. D. Bot. Ges. **36**, [5].
- HEILBRONN, A. 1922. Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. Jahrb. f. wiss. Bot. **61**, 284.
- HEILBRUNN, L. V. 1928. The colloid chemistry of protoplasm. Protoplasma-Monographien **1**. Berlin.
- HEINRICHER, E. 1883. Zur Kenntnis der Algengattung *Sphaeroplea*. Ber. d. D. Bot. Ges. **1**, 433.
- HEITZ, E. 1922. Untersuchungen über die Teilung der Chloroplasten nebst Beobachtungen über Zellgröße und Chromatophorengröße. Straßburg. Vgl. Zeitschr. f. Bot. **16**, 413.
- HILLE RIS LAMBERS, M. 1926. Temperatuur en Protoplasmaströming. Dissertation Utrecht.

- HINZE, G. 1902. Untersuchungen über den Bau von *Beggiatoa mirabilis* COHN. Wissenschaftl. Meeresunters., Abteil. Kiel, N. F., **6**.
- HINZE, G. 1903. *Thiophysa volutans*, ein neues Schwefelbakterium. Ber. d. D. Bot. Ges. **21**, 309.
- HINZE, G. 1913. Beiträge zur Kenntnis der farblosen Schwefelbakterien. Ber. d. D. Bot. Ges. **31**, 189.
- HÖBER, R. 1926. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl. Leipzig.
- HÖFLER, K. 1918a. Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **95**, 99.
- HÖFLER, K. 1918b. Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode. Ber. d. D. Bot. Ges. **36**, 414.
- HÖFLER, K. 1918c. Über die Permeabilität der Stengelzellen von *Tradescantia elongata* für Kalisaltpeter. Ber. d. D. Bot. Ges. **36**, 423.
- HÖFLER, K. 1928. Über Kappenplasmolyse. Ber. d. D. Bot. Ges. **46**, [73].
- HÖFLER, K. & WEBER, FR. 1926. Die Wirkung der Äthernarkose auf die Harnstoffpermeabilität von Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **65**, 643.
- HOFFMANN, C. 1927. Über die Durchlässigkeit kernloser Zellen. Planta **4**, 584.
- HOFFMANN, H. 1853. Über contractile Gebilde bei Blätterschwämmen. Botan. Zeitg. **11**, 857.
- HOFFMANN, H. 1859. Über Pilzkeimungen. Botan. Zeitg. **17**, 209.
- HOFMEISTER, W. 1867. Die Lehre von der Pflanzenzelle. Handbücher der physiologischen Botanik **1**, Leipzig.
- HÖHLKE, F. 1902. Über die Gangbehälter und die Gangbildung bei den Polypodiaceen und einigen Phanerogamen. Beih. z. botan. Zentralbl. **11**, 8.
- HOLLE, H. 1915. Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederaustrittwerden. Flora **108**, 73.
- HOLMES, FR. O. 1928. Cytological study of the intracellular body characteristic of *Hippeastrum mosaic*. Botan. Gaz. **86**, 50.
- HORN, L. 1904. Experimentelle Entwicklungsänderungen bei *Achlya polyandra* DE BARY. Ann. mycol. **2**, 207.
- HUILLERET, A. 1928. Les protéosomes de LOEW et la constitution du protoplasme. Compt. Rend. Soc. Biol. **99**, 1829.
- ILJIN, W. S. 1923. Die Permeabilität des Plasmas für Salze und die Anatonose. Stud. plant physiol. labor. Prague **1**, 97.
- ILJIN, W. S. 1927. Über die Austrocknungsfähigkeit des lebenden Protoplasmas der vegetativen Pflanzenzellen. Vorläufige Mitteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. **66**, 947.
- ISABURO-NAGAI. 1914. Physiologische Untersuchungen über Farnprothallien. Flora **106**, 281.
- ISRAEL, O. 1897. Biologische Studien mit Rücksicht auf die Biologie III. ISRAEL und KLINGMANN, Oligodynamische Erscheinungen (v. NÄGELI)

- an pflanzlichen und tierischen Zellen. Virchows Arch. f. pathol. Anat. **147**, 300.
- JACOBS, M. H. 1922. The effect of carbon dioxide on the consistency of protoplasm. Biol. Bull. **41**, 14.
- JANSE, J. M. 1887. Plasmolytische Versuche an Algen. Botan. Zentralbl. **32**, 21.
- JANSE, J. M. 1906. Polarität und Organbildung bei *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Bot. **42**, 394.
- JANSE, J. M. 1910. Über Organveränderungen bei *Caulerpa prolifera*. Jahrb. f. wiss. Bot. **48**, 73.
- JANSE, J. M. 1926. On new phenomena caused by irritation of roots. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam Proceed. **29**, 834.
- JANSE, J. M. 1927. Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen. Flora **122**, 1.
- JANSON, E. 1920. Studien über die Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von *Drosera*. Beih. z. Botan. Zentralbl. **37**, Abt. I, 154.
- JOST, L. 1905. Zur Physiologie des Pollens. Ber. d. D. Bot. Ges. **23**, 504.
- JOST, L. 1929. Einige physikalische Eigenschaften des Protoplasmas von *Valonia* und *Chara*. Protoplasma **7**, 1.
- KACZMAREK, A. 1929. Untersuchungen über Plasmolyse und Deplasmolyse in Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Protoplasma **6**, 209.
- KAHLENBERG, L. & TRUE, R. 1896. Toxic action of dissolved salts and their electrolytic dissociation. Botan. Gaz. **22**, 81.
- KAHO, H. 1921a. Über die Beeinflussung der Hitzeoagulation des Pflanzenprotoplasmas durch Neutralsalze I. Biochem. Zeitschr. **117**, 87.
- KAHO, H. 1921b. Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkungen auf das Pflanzenplasma. Biochem. Zeitschr. **120**, 125.
- KAHO, H. 1921c. Über den Einfluß der Neutralsalze auf die ultramaximale Temperatur bei *Tradescantia zebrina*. Acta et Comm. Univ. Dorpatensis A. II, **4**, 1; vgl. Botan. Zentralbl. 1922, N. F. **1**, 423.
- KAHO, H. 1924a. Über die Einwirkung von Säuren auf die Hitzegerinnung des Pflanzenplasmas V. Biochem. Zeitschr. **144**, 104.
- KAHO, H. 1924b. Über die Beeinflussung der Hitzeoagulation des Pflanzenplasmas durch die Salze der Erdalkalien VI. Biochem. Zeitschr. **151**, 102.
- KAHO, H. 1926a. Über den Einfluß der Temperatur auf die koagulierende Wirkung einiger Alkalisalze auf das Pflanzenplasma VIII. Biochem. Zeitschr. **167**, 182.
- KAHO, H. 1926b. Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. Ergebn. der Biologie **1**, 380.
- KALLÉN, F. 1882. Das Verhalten des Protoplasmas in dem Gewebe von *Urtica urens* entwicklungsgeschichtlich dargestellt. Flora **65**, 65.



- KARSTEN, G. 1899. Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel, N. F., 4.
- KARZEL, R. 1926. Über die Nachwirkungen der Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. 65, 551.
- KATIC, D. 1905. Beitrag zur Kenntnis der Bildung des roten Farbstoffes (Anthocyan) in vegetativen Organen der Phanerogamen. Dissertation Halle a. S.
- KEMMER, E. 1928. Beobachtungen über die Lebensdauer isolierter Epidermen. Arch. f. exper. Zellforsch. 7, 1.
- KLEBAHN, H. 1922. Neue Untersuchungen über die Gasvakuolen. Jahrb. f. wiss. Bot. 61, 535.
- KLEBS, G. 1883. Über die Organisation einiger Flagellatengruppen und ihre Beziehungen zu Algen und Infusorien. Unters. botan. Inst. Tübingen, Bd. 1, 233.
- KLEBS, G. 1885. Referat über BOWER 1883. Botan. Zeitg. 43, 588.
- KLEBS, G. 1886. Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. botan. Inst. Tübingen 2, 333.
- KLEBS, G. 1887. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Ber. d. D. Bot. Ges. 5, 181.
- KLEBS, G. 1888. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. Unters. botan. Inst. Tübingen 2, 489.
- KLEBS, G. 1890. Einige Bemerkungen über die Arbeit von WENT: „Die Entstehung des Vakuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen.“ Botan. Zeitg. 48, 549.
- KLEBS, G. 1891. Über die Bildung der Fortpflanzungszellen bei *Hydrodictyon utriculatum* ROTH. Botan. Zeitg. 49, 805.
- KLEBS, G. 1919. Über das Verhalten der Farnprothallien gegenüber Anilinfarben. Sitzungsber. Heidelberger Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. B, Abh. 18.
- KLEMM, P. 1892a. Über Aggregationsvorgänge in Crassulaceenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges. 10, 239.
- KLEMM, P. 1892b. Beitrag zur Erforschung der Aggregationsvorgänge in lebenden Pflanzenzellen. Flora 75, 395.
- KLEMM, P. 1894a. Aggregationsstudien. Botan. Zentralbl. 57, 193.
- KLEMM, P. 1894b. Über die Regenerationsvorgänge bei den Siphonaceen.
- KLEMM, P. 1895. Desorganisationserscheinungen der Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 28, 627.
- KLERCKER, J. E. F. af. 1889. Studien über Gerbstoffvakuolen. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. 13, Afd. III, Nr. 8.
- KLERCKER, J. AF. 1892. Eine Methode zur Isolierung lebender Protoplasten. Svenska Vetensk. Akad. Förhandl. Stockholm 9, 463. Flora 78, 19.
- KNIPE, H. 1907. Beiträge zur Keimungs-Physiologie und -Biologie von *Fucus*. Jahrb. f. wiss. Bot. 44, 635.

- KNY, L. 1897. Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunction von den Chromatophoren und vom Cytoplasma. Ber. d. D. Bot. Ges. **15**, 388.
- KOHL, F. G. 1891. Protoplasmaverbindungen bei Algen. Ber. d. D. Bot. Ges. **9**, 9.
- KOMURO, H. 1922. Preliminary note on the cells of *Vicia faba* modified by Röntgen rays and their resemblance to tumor cells. Bot. mag. Tokyo **36**, 41.
- KOMURO, H. 1925a. The cells of *Vicia faba* modified by Röntgen rays, and their resemblance to malignant tumour cells with the cytological observations of tumours. Jap. journ. of bot. **12**, No. 3, 133.
- KOMURO, H. 1925b. Die Wirkung der harten und weichen Röntgenstrahlen auf die Samen und jungen Pflanzen von *Vicia faba* und die Röntgeschwulst, die in dem Wurzelspitzen Gewebe dieser Pflanzen gebildet wird. Zeitschr. f. Krebsforsch. **22**, 199.
- KOTTE, H. 1914. Turgor und Membranquellen bei Meeresalgen. Wissenschaftl. Meeresuntersuch., Abt. Kiel **17**, 117. Dissertation Kiel.
- KRABBE, G. 1887. Ein Beitrag zur Kenntnis der Structur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Jahrb. f. wiss. Bot. **18**, 346.
- KRASNOSSELSKY-MAXIMOW, T. A. 1925. Untersuchungen über Elastizität der Zellmembran. Ber. d. D. Ges. **43**, 527.
- KRAUS, G. 1874. Winterliche Färbung grüner Pflanzenteile. Botan. Zeitg. **32**, 406.
- KÜHNE, W. 1864. Untersuchungen über Protoplasma und die Contractilität. Leipzig.
- KÜSTER, E. 1899. Über *Derbesia* und *Bryopsis*. Ber. d. D. Bot. Ges. **17**, 77.
- KÜSTER, E. 1903. Pathologische Pflanzenanatomie. Jena.
- KÜSTER, E. 1904. Ciliaten in *Valonia*-Zellen. Arch. f. Protistenkde. **4**, 384.
- KÜSTER, E. 1906. Über den Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren. Ber. d. D. Bot. Ges. **24**, 255.
- KÜSTER, E. 1907. Über die Beziehungen der Lage des Zellkerns zu Zellwachstum und Membranbildung. Flora **97**, 1.
- KÜSTER, E. 1909. Über die Verschmelzung nackter Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges. **27**, 589.
- KÜSTER, E. 1910a. Über Veränderungen der Plasmaoberfläche bei Plasmolyse. Zeitschr. f. Bot. **2**, 689.
- KÜSTER, E. 1910b. Eine Methode zur Gewinnung abnorm großer Protoplasten. Arch. f. Entwicklungsmech. **30**, 351; Festschr. f. Roux.
- KÜSTER, E. 1910c. Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Flora **100**, 267.
- KÜSTER, E. 1918. Über Vakuolenteilung und grobschaumige Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges. **36**, 283.
- KÜSTER, E. 1924. Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle. Abderhaldens Handb. d. biolog. Arbeitsmeth. Abt. XI, Teil 1, H. 7, 961.

- KÜSTER, E. 1925. Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Jena.
- KÜSTER, E. 1927a. Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. *Protoplasma* **1**, 73.
- KÜSTER, E. 1927b. Über die Gewinnung nackter Protoplasten. *Protoplasma* **3**, 223.
- KÜSTER, E. 1928. Beiträge zur zellenphysiologischen Methodik I u. II. *Protoplasma* **5**, 191.
- KÜSTER, E. 1929a. Beobachtungen an verwundeten Zellen. *Protoplasma* **7**, 150.
- KÜSTER, E. 1929b. Frühe Mitteilungen über Plasmaraketen, Plasmantentakeln und Plasmazungen. *Protoplasma* **7**, 446.
- LAGERHEIM, G. v. 1899. Über ein neues Vorkommen von Vibrioiden in der Pflanzenzelle. Öfvers. K. Svenska Vetensk. Akad. Förhandl. No. 6; vgl. botan. Zentralbl. 1900, **81**, 371.
- LAIBACH, F. 1928. Über Zellfusionen bei Pilzen. *Planta* **5**, 340.
- LAPICQUE, L. 1921. Influence des acides et des bases sur une algue d'eau douce. *Compt. Rend. Soc. Biol.* **84**, 493.
- LAPICQUE, L. 1924. Phénomènes mécaniques intracellulaires chez les Spirogyres. *Bull. acad. méd.*
- LAPICQUE, L. & M. 1922. Excitabilité électrique des chromatophores chez les Spirogyres. *Compt. Rend. Soc. Biol.* **87**, 507.
- LAPICQUE, L. & M. 1923. Sur l'irritabilité des chromatophores chez les Spirogyres. *Compt. Rend. Soc. Biol.* **88**.
- LAUTERBACH, L. 1921. Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasmaströmung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. *Beih. z. botan. Zentralbl.* **38**, 1.
- LENZ, W. 1924. Protoplasma Studien an *Saprolegnia*. *Botan. Arch.* **5**, 435.
- LEPESCHKIN, W. W. 1910. Zur Kenntnis der Plasmamembran I u. II. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **28**, 91, 383.
- LEPESCHKIN, W. W. 1911. Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **29**, 247.
- LEPESCHKIN, W. W. 1912. Zur Kenntnis der Todesursache. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **30**, 528.
- LEPESCHKIN, W. W. 1923. The constancy of the living substance (Experiments made on *Spirogyra*). *Stud. plant. physiol. Univ. labor. Prague* **1**, 5.
- LEPESCHKIN, W. W. 1924a. Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin.
- LEPESCHKIN, W. W. 1924b. Über den Aggregatzustand der protoplasmatischen Fäden und Stränge der Pflanzenzellen. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **43**, 21.
- LEPESCHKIN, W. W. 1926a. Über metabolisierte Schichten des Protoplasmas der Pflanzenzellen. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **44**, 7.
- LEPESCHKIN, W. W. 1926b. Über das Protoplasma und die Chloroplasten von *Bryopsis plumosa*. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **44**, 14.

- LEPESCHKIN, W.W. 1927 a. Über den Zusammenhang zwischen mechanischen und chemischen Schädigungen des Protoplasmas und die Wirkungsart einiger Schutzstoffe. *Protoplasma* **2**, 239.
- LEPESCHKIN, W. W. 1927 b. Mechanische Koagulationen der lebenden Materie und Analogie zwischen Grundstoffen derselben und Explosivstoffen. *Arch. f. exp. Zellforsch.* **4**, 212.
- LEVINE, M. 1926. Cytological studies on irradiated tissues I: The influence of radium emanation on the microsporogenesis of the lily. *Proceed. internat. congr. plant sci. Ithaca* **1**, 271.
- LIDFORSS, B. 1896. Zur Biologie des Pollens. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **29**, 1.
- LIDFORSS, B. 1898. Über eigenartige Inholdskörper bei *Potamogeton praelongus* WULF. *Botan. Zentralbl.* **74**, 305.
- LIESKE, R. 1921. Morphologie und Biologie der Strahlenpilze (Actinomyceten). Leipzig.
- LIESKE, R. 1922. Bakterien und Strahlenpilze. *Linsbauers Handb. d. Pflanzenanat. Abt. II, Teil 1*.
- LINSBAUER, K. 1927 a. Weitere Beobachtungen an Spaltöffnungen. *Planta* **3**, 527.
- LINSBAUER, K. 1927 b. Über eigenartige Zellkerne in *Chara*-Rhizoiden. *Österr. botan. Zeitschr.* **76**, 249.
- LINSBAUER, K. 1929. Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an *Chara*-Zellen I. *Protoplasma* **5**, 563.
- LINSBAUER, K. & ABRANOWICZ, E. 1909. Untersuchungen über die Chloroplastenbewegung. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl.* **117**, Abt. I, 1227.
- LIVINGSTON, B. E. 1903. The role of diffusion and osmotic pressure in plants. Chicago.
- LLOYD, F. E. 1911 a. The behavior of tannin in persimmons, with some notes on ripening. *Plant world* **14**, 1.
- LLOYD, F. E. 1911 b. The tannin-colloid complexes in the fruit of persimmon, diospyros. *Biochem. bull.* **1**, 7; zitiert nach ULÉHLA 1928, 415.
- LLOYD, F. E. 1918. The effect of acids and alkalis on the growth of the protoplasm in pollen-tubes. *Mem. Torrey botan. club.* **17**, 84.
- LLOYD, F. E. 1925. Conjugation in *Spirogyra*. (Prelim. summary). *Mc Gill Univ. Publ. No. 30, ser. II*.
- LLOYD, F. E. 1926. Maturation and conjugation in *Spirogyra longata*. *Transact. R. Canad. Inst. Toronto* **5**, 151.
- LLOYD, F. E. 1928. Further observations on the behavior of gametes during maturation and conjugation in *Spirogyra*. *Protoplasma* **4**, 45.
- LLOYD, F. E. & SCARTH, G. W. 1926. The origin of vacuoles. *Science* **63**, 459.
- LOEW, O. 1917. Zur Analogie zwischen lebender Materie und Proteosomen. *Flora* **109**, 61.

- LOEW, O. 1923. Über die labile Eiweißmodifikation und die Silberreduktion in Pflanzenzellen. Beih. z. bot. Zentralbl. Abt. 1, 39, 124.
- LOEW, O. & BOKORNY, TH. 1882. Die chemische Kraftquelle im lebenden Protoplasma. theoretisch begründet und experimentell nachgewiesen. München.
- LOEW, O. & BOKORNY, TH. 1889. Über das Verhalten der Pflanzenzellen zu stark verdünnter alkalischer Silberlösung I u. II. Botan. Zentralbl. 38, 581, 612; 39, 369; 40, 161, 193.
- LOEW, O. & BOKORNY, TH. 1891. Versuche über aktives Eiweiß für Vorlesung und Praktikum. Biolog. Zentralbl. 11.
- LOEW, O. & BOKORNY, TH. 1892. Zur Chemie der Proteosomen. Flora 76, Erg.-Bd. 117.
- LOEW, O. & BOKORNY, TH. 1911. Aktives Eiweiß und Tannin in Pflanzenzellen. Flora 102, 113.
- LOEW, O. & BOKORNY, TH. 1915. Über intravitale Fällungen. Flora 107, 111.
- LÖWSCHIN, A. M. 1913. „Myelinformen“ und Chondriosomen. Ber. d. D. Bot. Ges. 31, 203.
- LÖWSCHIN, A. M. 1914a. Vergleichende experimental-cytologische Untersuchungen über Mitochondrien in Blättern der höheren Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. 32, 266.
- LÖWSCHIN, A. M. 1914b. Zur Frage über die Bildung des Anthocyans in Blättern der Rose. Ber. d. D. Bot. Ges. 32, 386.
- LOPRIORE, G. 1895. Über die Vielkernigkeit der Pollenkörner und Pollenschläuche von *Araucaria Bidwillii* Hook. Ber. d. D. Bot. Ges. 23, 335.
- LOPRIORE, G. 1905. Über die Einwirkung der Kohlensäure auf das Protoplasma der lebenden Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 28, 531.
- LOREY, E. 1929. Mikrochirurgische Untersuchungen über die Viskosität des Protoplasmas. Protoplasma 7, 171.
- LUNDEGARDH, H. 1911-1912. Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 47, No. 3, 254 pp.
- LUNDEGARDH, H. 1922. Zelle und Zytoplasma. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanatomie, Abt. I, Teil I. Berlin.
- MANGENOT, G. 1927. Notes histologiques sur la sensitive *Mimosa pudica* L. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris 184, 694.
- MARTENS, P. 1928. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante. Cellule 38, 67.
- MATRUCHOT, L. & MOLLIARD, M. 1901. Sur l'identité des modifications de structure produites dans les cellules végétales par le gel, la plasmolyse et la fanaison. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris 132, 495.
- MATRUCHOT, L. & MOLLIARD, M. 1902. Modifications produites par le gel dans la structure des cellules végétales. Rev. gén. de Bot. 14, 401.



- MATTIROLO, Or. 1885. Sullo sviluppo e sulla natura dei tegumenti seminali nel genere *Tilia* L. N. giorn. bot. ital. **17**, 289.
- MEIER, H. F. A. 1921. Effect of direct current on cells of root tip of canada field pea. Botan. Gaz. **72**, 113.
- MEYEN, F. 1837–1839. Neues System der Pflanzenphysiologie. Berlin.
- MEYER, A. 1889. Über die Entstehung der Scheidewände in dem sekretführenden, plasmafreien Interzellularraume der Vittae der Umbelliferen. Botan. Zeitg. **47**, 341.
- MEYER, A. 1896. Die Plasmaverbindungen und die Membran von *Volvox globator*, *aureus* und *tertius*, mit Rücksicht auf die thierischen Zellen. Botan. Zeitg. **54**, 187.
- MEYER, A. 1902. Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe. Botan. Zeitg. **60**, 139.
- MEYER, A. 1912. Die Zellen der Bakterien. Jena.
- MEYER, A. 1920. Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle. 1. Teil. Allgemeine Morphologie der Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma. Jena.
- MIEHE, H. 1901. Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora **88**, 105.
- MIEHE, H. 1905. Wachstum, Regeneration und Polarität isolierter Zellen. Ber. d. D. Bot. Ges. **23**, 257.
- MIEHE, H. 1926. Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers. Jena.
- MIRANDE, R. 1913. Recherches sur la composition chimique de la membrane et le morcellement du thalle chez les Siphonales. Ann. sc. nat., botanique, sér. IX, **18**, 147.
- MISSBACH, G. 1928. Veruche zur Prüfung der Plasmaviskosität. Protoplasma **3**, 327.
- MITSCHKA, E. 1898. Über die Plasmaansammlung an der konkaven Seite gekrümmter Pollenschläuche. Ber. d. D. Bot. Ges. **16**, 164.
- MOHL, H. v. 1846. Über die Saftbewegung im Innern der Zellen. Botan. Zeitg. **4**, 89.
- MOLISCH, H. 1897. Untersuchungen über das Erfrieren von Pflanzen. Jena.
- MOLISCH, H. 1905. Über amorphes und kristallisiertes Anthocyan. Botan. Zeitg. **63**, 145.
- MOLISCH, H. 1917. Das Plasmamosaik in den Raphidenzellen der Orchideen *Haemaria* und *Anoectochilus*. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I. **126**, 231.
- MOTTIER, D. M. 1899. The effect of centrifugal force upon the cell. Ann. of bot. **13**, 333.
- NADSON, G. A. 1925. Über die Primärwirkung der Radiumstrahlen auf die lebendige Substanz. Biochem. Zeitschr. **155**, 381.

- NADSON, G. A. & MEISL, M. N. 1926a. Le mécanisme de l'action du chloroforme sur la matière vivante. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris* **183**, 82. -
- NADSON, G. A. & MEISL, M. N. 1926b. Le mécanisme de l'action du chloroforme sur le protoplasme, le noyau, et le chondriome des cellules de l'*Allium cepa*. *Compt. Rend. Acad. Sc. Paris* **183**, 150.
- NADSON, G. A. & ROCHLIN-GLEICHGEWICHT, E. 1926. L'effet des rayons X sur le protoplasme et le noyau de la cellule végétale d'après les observations sur le vivant. *Compt. Rend. Soc. Biol.* **94**, 249.
- NÄGELI, C. & CRAMER, H. 1855. Pflanzenphysiologische Untersuchungen. Heft 1. Zürich.
- NÄGELI, C. & SCHWENDENER, S. 1867. Das Mikroskop. Theorie und Anwendung desselben, Leipzig.
- NÄGELI, C. & SCHWENDENER, S. 1877. Das Mikroskop. Theorie und Anwendung desselben. 2. Aufl. Leipzig.
- NAWASCHIN, S. 1899. Beobachtungen über den feineren Bau und Umwandlungen von *Plasmodiophora brassicae* WOR. im Laufe ihres intrazellularen Lebens. *Flora* **86**, 404.
- NĚMEC, B. 1899. Über Ausgabe ungelöster Körper in hautumkleideten Zellen. *Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss., math.-naturw. Kl., Prag*. Nov.
- NĚMEC, B. 1900. Über experimentell erzielte Neubildung von Vakuolen in hautumkleideten Zellen. *Sitzungsber. k. böhm. Ges. Wiss., math.-naturw. Kl. Prag*, Febr.
- NĚMEC, B. 1901a. Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena.
- NĚMEC, B. 1901b. Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **36**, 80.
- NĚMEC, B. 1910. Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin.
- NĚMEC, B. 1912. Über die Befruchtung bei *Gagea*. *Bull. internat. Acad. Sc. Bohême*.
- NĚMEC, B. 1925a. Einiges über zentrifugierte Pflanzenzellen. *Bull. internat. Acad. Sc. Bohême* **20**.
- NĚMEC, B. 1925b. Untersuchungen über Eriophyidengallen. *Stud. plant. physiol. labor. Prague* **2**, 47.
- NESTLER, A. 1898. Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I*, **107**, 708.
- NESTLER, A. 1907. Das Sekret der Drüsenhaare der Gattung *Cypripedium* mit besonderer Berücksichtigung seiner hautreizenden Wirkung. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **25**, 554.
- NETTER, H. 1923. Über die Beeinflussung der Alkalisalzaufnahme lebender Pflanzenzellen durch mehrwertige Kationen. *Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol.* **198**, 225.

- NICHOLS, S. P. 1922. Methods of healing in some algal cells. *Americ. journ. of bot.* **9**, 18.
- NICHOLS, S. P. 1925. The effect of wounds upon the rotation of the protoplasm in the internodes of *Nitella*. *Bull. Torrey botan. club.* **52**, 351.
- NOLL, FR. 1887. Experimentelle Untersuchungen über das Wachstum der Zellmembran. *Abhandl. Senckenberg. Naturf. Ges.* **15**, 101.
- NOLL, F. 1903. Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz. *Biolog. Zentralbl.* **23**, 281. 321. 401.
- OLIVER, F. W. 1891. On *Sarcodes sanguinea*. *Ann. of bot.* **4**, 303.
- OSTERHOUT, W. J. V. 1913. Protoplasmic contractions resembling plasmolysis which are caused by pure distilled water. *Botan. Gaz.* **55**, 446.
- OSTERHOUT, W. J. V. 1916. The penetration of balanced solutions and the theory of antagonism. *Science* **44**, 210.
- OSTERHOUT, W. J. V. & HARRIS, E. S. 1928. Protoplasmic asymmetry in *Nitella* as shown by bioelectric measurements. *Journ. gen. physiol.* **11**, 391.
- OVERTON, E. 1899. Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **33**, 171.
- PALLA, E. 1890. Beobachtungen über Zellhautbildung an des Zellkernes beraubten Protoplasten. *Flora* **73**, 314.
- PALLA, E. 1906. Über Zellhautbildung kernloser Plasmateile. *Ber. d. D. Bot. Ges.* **24**, 408.
- PANTANELLI, E. 1904. Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **40**, 303.
- PANTANELLI, E. 1905. Contribuzioni alla meccanica dell' accrescimento II. L'esplosione delle cellule vegetali. *Ann. di bot.* **2**, 297.
- PETIT, P. 1878. La désiccation fait-elle périr les Diatomées? *Bull. soc. bot. France* **24**, 367; vgl. *Botan. Jahresber.* 1878, **6**, 409.
- PETRI, L. 1912. Formazione e significato fisiologico dei cordoni endocellulari nelle viti affette da arricciamento. *Atti R. Acad. Lincei, Rendic.* **21**, 505.
- PFEFFER, W. 1877. Osmotische Untersuchungen. *Studien zur Zellmechanik.* Leipzig.
- PFEFFER, W. 1881. Pflanzenphysiologie. Ein Handbuch des Stoffwechsels und Kraftwechsels in der Pflanze. **1 u. 2.** Leipzig.
- PFEFFER, W. 1886a. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. *Untersuch. botan. Inst. Tübingen* **2**, 179.
- PFEFFER, W. 1886b. Kritische Besprechung von DE VRIES: Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. *Botan. Zeitg.* **44**, 114.
- PFEFFER, W. 1889. LOEW und BOKORNY's Silberreduktion in Pflanzenzellen. *Flora* **72**, 46.
- PFEFFER, W. 1890a. Über Aufnahme und Ausgabe ungelöster Körper. *Abhandl. sächs. Ges. Wiss., math.-naturw. Kl.* **2**, 147.

- PFEFFER, W. 1890b. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen nebst Bemerkungen über den Aggregatzustand des Protoplasmas und über osmotische Vorgänge. Abhandl. sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Kl. **2**, 185.
- PFEFFER, W. 1897 u. 1904. Pflanzenphysiologie **1** und **2**, 2. Aufl., Leipzig.
- PFEIFFER, H. 1928. Über Methoden zum Studium der Verkieselungsprozesse innerhalb lebender pflanzlicher Zellen. Arch. f. exper. Zellforsch. **6**, 418.
- PORODKO, TH. M. 1912. Vergleichende Untersuchungen über die Tropismen III. Mitteilung: Das Wesen der traumatropen Erregung bei den Pflanzenwurzeln. Ber. d. D. Bot. Ges. **30**, 630.
- PRÁT, S. 1921. Plasmolyse des Cyanophycées. Bull. internat. Acad. Sc. Bohême.
- PRÁT, S. 1922. Plasmolyse und Permeabilität. Biochem. Zeitschr. **128**, 557.
- PRÁT, S. 1923. The effect of centrifugal force upon the cell of *Hydrodictyon*. Stud. plant physiol. labor. Prague **1**, 89.
- PRÁT, S. 1924. Some observations on *Caulerpa prolifera*. Stud. plant physiol. labor., Prague **2**, 36; tschechisch m. engl. Zus.-Fassg.
- PRINGSHEIM, E. G. 1925. Über Plasmolyse durch Schwermetallsalze. Beih. z. botan. Zentralbl. **41**, Abt. I, 1.
- PRINGSHEIM, E. G. & CZURDA, V. 1927. Phototropische und ballistische Probleme bei *Pilobolus*. Jahrb. f. wiss. Bot. **66**, 863.
- PRINGSHEIM, N. 1854. Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. Berlin.
- PRINGSHEIM, N. 1858. Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. Jahrb. f. wiss. Bot. **1**, 284.
- PRINGSHEIM, N. 1879—1881. Über Lichtwirkung und Chorophyllfunktion in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. **12**, 288.
- PRINGSHEIM, N. 1883. Über Zellulinkörner, eine Modifikation der Zellulose in Körnerform. Ber. d. D. Bot. Ges. **1**, 288.
- PROWAZEK, S. 1901. Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Zentralbl. **21**, 87.
- PROWAZEK, S. 1907. Zur Regeneration der Algen (Biolog. Zentralbl. **27**, 737).
- PROWAZEK, S. 1910. Giftwirkung und Protozoenplasma. Arch. f. Protistenkunde **18**, 221.
- RACIBORSKI, M. 1907. Über Schrittwachstum der Zelle. Bull. Acad. Sc. Cracovie. Cl. Sc. math. et nat. 898.
- RAICHEL, B. 1928. Über den Einfluß osmotisch wirksamer Mittel auf die Bakterienzelle. Arch. f. Protistenkunde. **63**, 333.
- RAMSDEN, W. 1894. Die Koagulierung von Eiweißkörpern auf mechanischem Wege. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abteil. 517.

- RAMSDEN, W. 1904. Abscheidung fester Körper in den Oberflächenschichten von Lösungen und Suspensionen. Beobachtungen über Oberflächenhäutchen, Blasen, Emulsionen und mechanische Koagulation. Zeitschr. f. physiol. Chemie **47**, 336.
- REINHARDT, M. O. 1892. Das Wachstum der Pilzhyphe. Ein Beitrag zur Kenntnis des Flächenwachstums vegetabilischer Zellmembranen. Jahrb. f. wiss. Bot. **23**, 479.
- REINHARDT, M. O. 1899. Plasmolytische Studien zur Kenntnis des Wachstums der Zellmembran. Festschrift für SCHWENDENER, 425.
- REISS, P. 1925. Sur l'excitation des bourgeons de plantes par les rayons X. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris **92**, 984.
- RHUMBLER, L. 1902a. Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **1**, 279.
- RHUMBLER, L. 1902b. Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschr. f. allgem. Physiol. **2**, 183.
- RHUMBLER, L. 1914. Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebn. d. Physiol. **14**, 474.
- RHUMBLER, L. 1921. Methodik der Nachahmung von Lebensvorgängen durch physikalische Konstellationen. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. V, Teil 3, 219.
- RICHTER, O. 1909. Zur Biologie der Diatomeen. II. Mitteilung: Die Biologie der *Nitzschia putrida* BENECKE. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **84**, 657.
- RIDGWAY, M. 1913. The occurrence of callose in root hairs. Plant world **16**, 116.
- RIKER, A. J. 1927. Cytological studies of crown gall tissue. Americ. Journ. of bot. **14**, 25.
- RITTER, G. 1911. Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Bot. **3**, 1.
- ROMEIS, B. 1928. Taschenbuch der mikroskopischen Technik. 12. Aufl., München und Berlin.
- ROSTOCK, R. 1904. Über die biologische Betätigung der Drüsenhaare von *Dipsacus sylvestris*. Botan. Zeitg. **62**, 11.
- ROTHERT, W. 1896. Über die Gallen der Rotatorie *Notommata Wernecki* auf *Vaucheria Walzi* n. sp. Jahrb. f. wiss. Bot. **29**, 525.
- RUHLAND, W. & HOFFMANN, C. 1924. Beiträge zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Ber. sächs. Akad. Wiss., math.-phys. Kl. **76**, 47.
- RUHLAND, W. & HOFFMANN, C. 1925. Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta **1**, 1.
- RYSELBERGHE, VAN. 1899. Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu. Mém. Acad. Belgique **58**, 1.



- RYSELBERGHE, VAN. 1901. Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Rec. inst. bot. ERRERA Bruxelles **5**, 209.
- SACHS, J. 1865. Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig.
- SANDSTEN, E. P. 1909. Some conditions which influence the germination and fertility of pollen. Univ. Wisconsin Agr. Exp. Stat., Res. Bull. No. 4, 149.
- SCARTH, G. W. 1922. A study of induced changes in form of the chloroplasts of *Spirogyra* and *Mougeotia*. Transact. R. Soc. Canada Sect. V, **17**, 51.
- SCARTH, G. W. 1923. Adhesion of protoplasm to cell wall and the agents with cause it. Transact. R. Soc. Canada, Sect. V, **17**, 137.
- SCARTH, G. W. 1924a. Colloidal changes associated with protoplasmic contraction. Quart. Journ. exper. physiol. **14**, 99.
- SCARTH, G. W. 1924b. The action of cations on the contraction and viscosity of protoplasm in *Spirogyra*. Quart. Journ. exper. physiol. **14**, 115.
- SCARTH, G. W. 1926. The mechanism of accumulation of dyes by living cells. Plant physiol. **1**, 1926, 215.
- SCARTH, G. W. 1927. The structural organization of plant protoplasm in the light of micrurgy. Protoplasma **2**, 189.
- SCHAEDE, R. 1923. Über das Verhalten von Pflanzenzellen gegenüber Anilinfarbstoffen. Jahrb. f. wiss. Bot. **62**, 65.
- SCHAEDE, R. 1928. Vergleichende Untersuchungen über Cytoplasma, Kern und Kernteilung im lebenden und im fixierten Zustand. Protoplasma **3**, 145.
- SCHIMPER, A. F. W. 1882. Notizen über insectenfressende Pflanzen. Botan. Zeitg. **40**, 225, 241.
- SCHIMPER, A. F. W. 1883. Über die Entwicklung der Chlorophyllkörner und Farbkörper. Botan. Zeitg. **41**, 105, 121, 137, 153.
- SCHIMPER, A. F. W. 1885. Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. Jahrb. wiss. Bot. **16**, 1.
- SCHMID, G. 1921. Über Organisation und Schleimbildung bei *Oscillatoria jenensis* und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Beiträge zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. **60**, 572.
- SCHMID, G. 1923. Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der *Oscillatoria jenensis*. Jahrb. f. wiss. Bot. **62**, 328.
- SCHMIDT, E. W. 1914. Das Verhalten von *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte. Ber. d. D. Bot. Ges. **32**, 35.
- SCHMIDT, O. CHR. 1923. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Codium* STACKH. Bibl. Botan. **91**.

- SCHMITZ, M. 1879. Beobachtungen über die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen. Festschr. Naturforsch. Ges. Halle, 305.
- SCHNEIDER, E. 1925. Über die Plasmolyse als Kennzeichen lebender Zellen. Zeitschr. f. wiss. Mikr. **42**, 32.
- SCHRAMMEN, FR. R. 1902. Über die Einwirkung von Temperaturen auf die Zellen des Vegetationspunktes der Sprosse von *Vicia faba*. Verh. naturhist. Ver. d. preuß. Rheinlands und Westfalen **59**, 49; Diss. Bonn.
- SCHRÖDER, G. 1886. Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Unters. botan. Inst. Tübingen, **2**, 1.
- SCHRÖDTER, K. 1926. Zur physiologischen Anatomie der Mittelzelle drüsiger Gebilde. Flora **120**, 19.
- SCHRÖTER, A. 1905. Über Protoplasmaströmung bei Mucorineen. Flora **95**, 1.
- SCHÜTT, F. 1895. Die Peridineen der Planktonexpedition. Kiel u. Leipzig.
- SCHULTZE, M. 1863. Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen. Ein Beitrag zur Theorie der Zelle. Leipzig.
- SCHWARZ, FR. 1892. Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas. Beitr. z. Biol. d. Pfl. **5**, 1.
- SCHWEIDLER, J. H. 1905. Die systematische Bedeutung der Eiweiß- oder Myrosinzellen der Cruciferen nebst Beiträgen zu ihrer anatomisch-physiologischen Kenntnis. Ber. d. D. Bot. Ges. **23**, 274.
- SEIDEL, K. 1924. Untersuchungen über das Wachstum und die Reizbarkeit der Wurzelhaare. Jahrb. f. wiss. Bot. **63**, 501.
- SEIFRIZ, W. 1921. Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection. Ann. of Bot. **35**, 269.
- SEIFRIZ, W. 1923. Observations on the reaction of protoplasm to some reagents. Ann. of bot. **37**, 489.
- SEIFRIZ, W. 1928. New material for microdissection. Protoplasma **3**, 191.
- SENN, G. 1908. Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig.
- SENN, G. 1909. Weitere Untersuchungen über die Gestalts- und Lageveränderung der Chromatophoren. Ber. d. D. Bot. Ges. **27**, (12).
- SOKOLOWA, C. 1898. Über das Wachstum der Wurzelhaare und Rhizoiden. Bull. soc. imp. naturalistes Moscou.
- STAHL, E. 1880. Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche. Botan. Zeitg. **38**, 297.
- STÄLBERG, N. 1927. Studien über den Zellinhalt von *Nitella opaca*. Bot. Not. 305.
- STEINBRINCK, C. 1906. Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biolog. Zentralbl. **26**, 657.
- STERN, K. 1919. Über negative Osmosen und verwandte Erscheinungen. Ber. d. D. Bot. Ges. **37**, 334.

- STERN, K. 1924. Elektrophysiologie der Pflanzen. Berlin.
- STEWART, F. C. 1928. The maintenance of semi-permeability in the plant cell during leaching experiments. Proc. Leeds philos. soc., scient. sect. 1, 258.
- STIEHR, G. 1903. Über das Verhalten der Wurzelhärcchen gegen Lösungen. Dissertation Kiel.
- STÖLTZNER, H. 1906. Der Einfluß der Fixierung auf das Volumen der Organe. Zeitschr. f. wiss. Mikr. 23, 14.
- STRASBURGER, E. 1876. Studien über das Protoplasma. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 10, 395.
- STRASBURGER, E. 1878. Über Befruchtung und Zellteilung. Jena.
- STRASBURGER, E. 1882. Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena.
- STRASBURGER, E. 1901. Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. 36, 493.
- STRASBURGER, E. 1908. Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 45, 479.
- STRUGGER, S. 1926. Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* L. I. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 135, 453.
- STRUGGER, S. 1928. Untersuchungen über den Einfluß der Wasserstoffionen auf das Protoplasma der Wurzelhaare von *Hordeum vulgare* L. II. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, 137, 143.
- STRUGGER, S. 1929. Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an Characeen. III, Beobachtungen am ausgeflossenen Protoplasma durchschnittener *Chara*-Internodialzellen. Protoplasma 7.
- STRUMPF, E. 1898. Zur Histologie der Kiefer. Anz. Akad. Wiss. Krakau 312; vgl. Beih. z. Botan. Zbl. 1899, 8, 392.
- STÜBEL, H. 1908. Zur Kenntnis der Plasmaströmung in Pflanzenzellen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 8, 267.
- SWELLENGREBEL, N. H. 1908. Arch. néerl. sc. exactes et nat., sér. II, 13, 151 (zitiert nach VERSCHAFFELT, 1907).
- SWINGLE, W. T. 1898. Two new organs of the plant cell. Botan. Gaz. 25, 110.
- SZÜCS, J. 1913. Über einige charakteristische Wirkungen des Aluminiums auf das Protoplasma. Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 269.
- TANGL, E. 1884. Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Abt. I, 90, 10.
- THIELMAN, M. & BĚRŽIŠ, L. 1927. Über den osmotischen Wert kultivierter Pflanzenzellen. Arch. f. exper. Zellforsch. 4, 273.
- THIELMAN, M. & BERZINE, L. 1928. Sur la valeur osmotique des cellules végétales dans les cultures. Compt. Rend. Soc. Biol. 99, 87.

- TIEGHEM, P. VAN. 1869. Recherches physiologiques sur la végétation libre du pollen et de l'ovule et sur la fécondation directe des plantes. Ann. Sc. Nat., Botanique, sér. V, **12**, 312.
- TIMMEL, H. 1927. Zentrifugenversuche über die Wirkung chemischer Agentien, insbesondere des Kaliums auf die Viskosität des Protoplasmas. Protoplasma **3**, 197.
- TISCHLER, G. 1899. Über die Verwandlung von Plasmasträngen in Zellulose im Embryosack bei *Pedicularis*. Ber. Königsberger physik.-ökonom. Ges.
- TISCHLER, G. 1917. Pollenbiologische Studien. Zeitschr. f. Bot. **9**, 417.
- TISCHLER, G. 1921—1922. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Linsbauers Handb. d. Pflanzenanat., Allgem. Teil, **2**. Berlin.
- TOWNSEND, Ch. O. 1897. Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Bot. **30**, 484.
- TRAUBE-MENGARINI, M. T. & SCALA, A. 1909. Über die chemische Durchlässigkeit lebender Algen und Protozoenzellen für anorganische Salze und die spezifische Wirkung letzterer. Biochem. Zeitschr. **17**, 443.
- TREBOUX, O. 1903. Einige stoffliche Einflüsse auf die Kohlensäureassimilation bei submersen Pflanzen. Flora **92**, 49.
- TSCHACHOTIN, S. 1912. Die mikroskopische Strahlenstichmethode, eine Zelloperationsmethode. Biolog. Zentralbl. **32**, 623.
- ULÉHLA, VL. 1926. Die Quellungsgeschwindigkeit der Zellkolloide als gemeinschaftlicher Faktor in Plasmolyse, Plasmoptyse und ähnlichen Veränderungen des Zellvolumens. Planta **2**, 617.
- ULÉHLA, VL. 1928. Vorversuche zur Kultur des Pflanzengewebes I. Das Wasser als Faktor der Gewebekultur. Arch. f. exper. Zellforsch. **6**, 370.
- ULÉHLA, VL. & MORÁVEK, VL. 1922. Über die Wirkung von Säuren und Salzen auf *Basidiobolus ranarum* Erd. Vorläufige Mitteilung. I. Ber. d. D. Bot. Ges. **40**, 8.
- VELTEN, D. W. 1876a. Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasma-bewegung. Flora No. XII und XIII.
- VELTEN, D. W. 1876b. Aktiv oder passiv? Österr. Botan. Zeitschr. Nr. 3.
- VELTEN, D. W. 1876c. Einwirkung strömender Elektrizität auf die Bewegung des Protoplasma, auf den lebendigen und toten Zelleninhalt, sowie auf materielle Teilchen überhaupt. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, **73**, 343.
- VERSCHAFFELT, E. 1908. Réactions cicatricielles chez les Amaryllidées. Rec. trav. bot. néerl. **4**, 1.
- VOUK, V. 1912. Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Teil. Studien über die Protoplasmaströmung. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. **88**, 653.
- VRIES, H. DE. 1877a. Über die Ausdehnung wachsender Pflanzenzellen durch ihren Turgor. Botan. Zeitung **35**, 1.

- VRIES, H. DE. 1877b. Untersuchungen über die mechanischen Ursachen der Zellstreckung. Leipzig.
- VRIES, H. DE. 1884. Zur plasmolytischen Methodik. Botan. Zeitg. **42**, 289.
- VRIES, H. DE. 1885. Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrb. f. wiss. Bot. **16**, 465.
- VRIES, H. DE. 1886. Über die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. Botan. Zeitg. **44**, 1.
- VRIES, H. DE. 1889a. Über die Kontraktion der Chlorophyllbänder bei *Spirogyra*. Ber. d. D. Bot. Ges. **7**, 19.
- VRIES, H. DE. 1889b. Intrazelluläre Pangenesis. Leipzig.
- WAKKER, J. H. 1888. Studien über die Inhaltskörper der Pflanzenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot. **19**, 423.
- WALDERDORFF, M. 1924. Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Botan. Arch. **6**, 84.
- WALTER, H. 1923. Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Untersuchungen an *Bangia fusco-purpurea* und anderen Algen. Jahrb. f. wiss. Bot. **62**, 145.
- WALTER, H. 1924. Plasmaquellung und Wachstum. Zeitschr. f. Bot. **16**, 353.
- WASSERMANN, F. 1921. Über den Einfluß erhöhter Temperatur auf die Zellen des Wurzelmeristems von *Allium cepa*, ein Beitrag zur Analyse des Kernteilungsvorgangs. Verh. Anat. Ges. 1921; Suppl. Anat. Anzeiger **54**, 163; dasselbe II. Sitzungsber. Ges. f. Morph. u. Physiol. München.
- WEBER, FR. 1921a. Das Fadenziehen und die Viskosität des Protoplasmas. Österr. bot. Zeitschr. **70**, 172.
- WEBER, FR. 1921b. Zentrifugierungsversuche mit ätherisierten Spirogyren. Biochem. Zeitschr. **126**, 21.
- WEBER, FR. 1924a. Methoden der Viskositätsbestimmung des lebendigen Protoplasmas. Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. II, Teil 2, 655.
- WEBER, FR. 1924b. Protoplasmaviskosität kopulierender Spirogyren. Ber. d. D. Bot. Ges. **42**, 279.
- WEBER, FR. 1924c. Krampfplasmolyse bei *Spirogyra*. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **206**, 629.
- WEBER, FR. 1924d. Plasmolyseform und Protoplasmaviskosität. Österr. bot. Zeitschr. **73**, 261.
- WEBER, FR. 1925a. Plasmolyseform und Ätherwirkung. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **208**, 705.
- WEBER, FR. 1925b. Schraubenplasmolyse bei *Spirogyra*. Ber. d. D. Bot. Ges. **43**, 217.
- WEBER, FR. 1925c. Plasmolyseform und Kernform funktionierender Schließzellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **64**, 687.



- WEBER, FR. 1925d. Über die Beurteilung der Plasmaviskosität nach der Plasmolyseform. (Untersuchungen an *Spirogyra*.) Zeitschr. f. wiss. Mikr. **42**, 146.
- WEBER, FR. 1925e. Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle. Arch. f. exper. Zellforsch. **2**, 67.
- WEBER, FR. 1927. Cytoplasma- und Kern-Zustandsänderungen bei Schließzellen. Protoplasma **2**, 305.
- WEBER, FR. 1929a. Vergessene Beobachtungen. Protoplasma **6**, 157.
- WEBER, F. 1929b. Fadenzichen des Endoplasmas bei *Spirogyra*. Protoplasma **6**, 159.
- WEBER, F. 1929c. Vakuolenkontraktion in *Elodea*-Blattzellen bei Vitalfärbung mit Neutralrot. — In Vorbereitung.
- WEBER, FR. & HOHENEGGER, H. 1923. Reversible Viscositätserhöhung des Protoplasmas bei Kälte. Ber. d. D. Bot. Ges. **41**, 198.
- WEIS, A. 1926a. Beiträge zur Kenntnis der Plasmahaut. Planta **1**, 145.
- WEIS, A. 1926b. Zur Mechanik der Wasserabscheidung aus lebenden Pflanzenzellen. Planta **2**, 241.
- WENT, F. A. F. C. 1888. Die Vermehrung der normalen Vakuolen durch Teilung. Jahrb. f. wiss. Bot. **19**, 295.
- WERNER, O. 1927. Grenzentwicklungen sukkulenter Pflanzen. I. Die Entwicklungsmöglichkeit von Wurzeln bei *Sedum reflexum* L. in trockener Luft. Biol. generalis **3**, 355.
- WIELER, A. 1887. Plasmolytische Versuche mit unverletzten phanerogamen Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges. **5**, 375.
- WIGAND, A. 1885. Studien über die Protoplasmaströmung in der Pflanzenzelle. Bot. Hefte **1**, No. VI, 11.
- WIGAND, A. 1887. Über Kristallplastiden. Botan. Hefte, H. 5, 44.
- WILLIAMS, M. 1923. Observations on the action of X-rays on plant cells. Ann. of bot. **37**, 217.
- WILLIAMS, M. 1925. Some observations on the action of radium on certain plant cells. Ann. of bot. **39**, 547.
- WINKLER, H. 1901. Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. **36**, 753.
- WISSELINGH, C. v. 1909. Zur Physiologie der *Spirogyra*-Zelle. Beih. z. Botan. Zentralbl. **24**, Abt. I, 133.
- WISSELINGH, C. v. 1913. Over intravitale nerslagen. Versl. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, 1243.
- WISSELINGH, C. v. 1914. On intravital precipitates. Rec. trav. bot. néerland. **11**, 14.
- WISSELINGH, C. v. 1915. Über den Nachweis des Gerbstoffes in der Pflanze und über seine physiologische Bedeutung. Beih. z. Botan. Zentralbl., Abt. I, **32**, 155.
- YAMAHARA, G. 1926. Über die Lebendbeobachtung der Zellstrukturen, nebst dem Artefaktproblem in Pflanzenzytologie. Bot. Mag. Tokyo **40**, 172.

- YAMAHA, G. 1927. Experimentelle zytologische Beiträge. I. Mitteilung: Orientierungsversuche an den Wurzelspitzen einiger Pflanzen. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III, Botany **2**, 1.
- YAMAHA, G. 1927. Experimentelle zytologische Beiträge. II. Mitteilung: Über die Wirkung des destillierten Wassers auf die Wurzelspitzenzellen von *Vicia faba* bei verschiedenen Temperaturen. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. III, Botany **2**, 215.
- YAMAHA, G. 1927. Experimentelle zytologische Beiträge. III. Mitteilung: Über die Wirkung einiger Chemikalien auf die Pollenmutterzellen von *Daphne odora* THUNB. Bot. Mag. Tokyo **41**, 181.
- YAMAMOTO. 1910. Über die Geißeln der Bakterien. Zentralbl. f. Bakteriologie. Abt. I, Orig., **103**, 38.
- ZACHARIAS, E. 1891. Über das Wachsthum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora **74**, 466.
- ZIMMERMANN, A. 1892. Botanische Mikrotechnik. Tübingen.
- ZIMMERMANN, A. 1893. Sammelreferate aus dem Gesamtgebiete der Zellenlehre. Beih. z. Botan. Zentralbl. **3**, 206.
- ZIMMERMANN, A. 1922. Die Cucurbitaceen. Beiträge zur Anatomie, Physiologie, Morphologie, Biologie, Pathologie und Systematik. **2**.
- ZIMMERMANN, W. 1923. Zytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca* AG. Ein Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zelle. Zeitschr. f. Bot. **15**, 113.
- ZOLLIKOFER, R. 1892. Filaments vibrants des poils capités. Arch. Sc. phys. et nat. Genève **28**, 494.
-

## Sach- und Namenregister

Auf die im Texte genannten Pflanzen wird das nachfolgende Register nur mit den lateinischen Gattungsnamen hinweisen, auch wenn im Texte die deutschen Namen angeführt worden sind. Die Namen der Pflanzenfamilien sind in lateinischer Form und Rechtschreibung aufgenommen.

- Achlya* 110  
*Actinomyces*, Plasmolyse 37  
 Adhäsion des Protoplasmas an die  
   Membran 6ff., 15ff., 18, 20  
*Aesculus* 48  
 Äther, Systrophe 74  
   Wirkung auf Plasmolyseform 15  
   s. auch Narkotika  
*Agave* 91  
 Aggregation 64ff.  
 Aggregatzustand des Plasmas 111  
 Algae, HECHTSche Fäden 7  
   Plasmolyse 7, 9  
   Plasmolyseform 20  
   Plasmoptyse 86ff.  
   Wachstum 9  
 Alkalisalze, Kappenplasmolyse 36  
 alkalische Stoffe, Fällungen 117  
   vakuolige Degeneration 145  
 Alkaloide, Fällungen im Protoplasma  
   118  
 Alkohol, Plasmolyseform 15  
*Allium* 6, 8, 14, 16, 30, 32, 35, 39,  
   40, 45, 59, 63, 64, 66, 67, 68, 72,  
   73, 74, 79, 80, 91, 95, 96, 103, 108,  
   110, 113, 124, 125—128, 131, 135,  
   139, 143, 148, 158  
*Alnus* 143  
 Altern der Zelle, Beziehungen zu  
   pathologischem Geschehen 25  
   Kappenbildung 100, 101  
   Kontraktion 127  
   Membranbildung kernloser Pro-  
   toplasten 47  
   Plasmafäden 61  
   schaumige Degeneration 144, 145  
   Vakuolenteilung 61  
   zellulose Degeneration 141  
 Aluminiumsalze, Erstarrung des  
   Protoplasmas 115ff., 131  
   Plasmolyse 49  
*Amanita* 71  
 Amaryllidaceae, zellulose Degene-  
   ration 142  
*Amphora* 87  
 Anaesthetica, Wirkung auf Plasma-  
   fäden 60ff.  
   s. auch Alkohol, Äther, Chloro-  
   form  
*Anagallis* 61  
 Anatonose 125  
 Anilinfarben, Fällungen 155  
   intravakuoläres Protoplasma 58  
   Koagulation des Protoplasmas  
   118  
*Anoectochilus* 17

- anomale Osmosen und Plasmolysen  
   24, 33, 34  
 Anthozyan, Bildung in kernlosen  
   Zellen 47  
   Fällung 155  
*Anthurium* 132  
*Aristolochia* 19  
*Ascoidea* 70  
*Asparagus* 91  
*Aspergillus* 20, 146  
*Aspidium* 19  
 Assimilation kernloser Zellen 48  
   nach Plasmolyse  
 Atmung, Plasmolyse 9  
*Azolla* 140, 156  
  
*Bacterium tumefaciens* 102  
 Bakterien, grampositive 37  
   Plasmolyse 37, 41  
   Plasmoptyse 88  
   vakuolige Struktur 145  
 balanzierte Lösungen, Plasmolyse 11  
*Bangia* 37  
*Basella* 32  
*Basidiobolus* 25  
 Bastfasern, Kappenbildung 18, 101  
   lokale Nekrose 101  
   zellulose Degeneration 142  
 Beeren, nackte Zellen im Peri-  
   karp 75, 103, 137  
*Beggiatoa* 37  
*Begonia* 32, 61  
*Billbergia* 61  
 Boraginaceae, Vakuolenkontrak-  
   tion 34  
*Bornetia* 86  
*Brassica* 140, 155  
 Brennhaare, kernlose Teilstücke 47  
   lokale Nekrose 94  
   Wundheilung 121  
   Zerteilung des Zellinhalts 42  
*Bryopsis* 27, 44, 49, 53, 93, 97,  
   99—101, 106, 108, 119—121,  
   130, 142  
  
 Calciumsalze, Plasmolyse 129  
*Callisia* 74  
*Carpinus* 52  
 CASPARYsche Punkte 21  
*Catharinea* 24, 38  
*Caulerpa* 50, 94, 97, 98, 148  
*Ceratophyllum* 57, 70  
*Chara* 44, 45, 50, 57, 58, 84, 90  
 Characeae, Haptogenmembran 114  
   intravakuoläres Protoplasma  
   56 ff.  
   Plasmolyse 114  
   Plasmoptyse 89 ff.  
   Erstarrung des Protoplasmas 130  
   Strömung 130  
   Wundheilung 114, 121  
 chemische Reizung, Plasmolyse 27  
 Chromatophoren, HECHTSche Fä-  
   den 6  
   Kontraktion  
   Systrophe 72, 74 ff.  
   Teilung 48  
   Traumatotaxis 81  
   Verlagerungen 79 ff.  
   Verteilung bei Zellteilung 83  
   Wirkung auf Plasmolyseform 15  
   Zentrifugenbehandlung 81  
 Chromate, Vakuolisierung 147  
 Chromsäure, Wirkung auf Proto-  
   plasma 117  
*Chondrioderma* 109  
 Chondriosomen 173  
*Cladophora* 10, 13, 84, 94, 95, 127  
*Closterium* 82  
*Codium* 51, 101  
*Coleus* 143  
 Coniferae, „Stäbe“, 143  
 „cordoni endocellulari“ 143  
*Cucurbita* 61  
 Cucurbitaceae, Gefäße 143  
   Haare 89  
 Cyanophyceae, Plasmolyse 36  
   Plasmoptyse 78, 86  
 Pori 88

*Cypripedium* 73*Cystoseira* 48

DANYSZ-Phänomen 12

*Datura* 89*Daucus* 15, 42, 73, 132Deformation, Wirkung auf den  
Protoplasten 45, 49, 199 ff.

Degeneration, hydroskopische 143

schaumige 143

vakuolige 143

zellulose 141

Depasmolyse, HECHTSche Fäden 8

schädigende Wirkung 9 ff.

unstetiger Verlauf 10

Schnelligkeit des Verlaufs 11

Veränderung der Plasmaober-  
fläche 104*Derbesia* 27, 100, 142

Diatomeae, Gallertporen 20

Gürtelband 20

Plasmolyse 14, 15, 20, 63

Plasmolyseform 20

Plasmoptyse 87

pleurale, polare, valvale Plas-  
molyse 20

Raphe 20

Reizplasmolyse 26

vakuolige Degeneration 145

*Dictyuchus* 70*Diospyros* 103*Dipsacus* 71

doppelkernige Zellen 54

*Doronicum* 156*Drosera* 64 ff., 148, 152

Druck, anomale Plasmolyse 27 ff.

Drüsenhaare, Hungerzustände 147,  
148

Myelinfiguren 71 ff.

Plasmolyseform 19

Dunkelfeld, Protoplasmaforschung  
115Durchlöcherung des Protoplasmas,  
der Chromatophoren und der  
Zellkerne 24, 129*Echeveria* 154*Echium* 34, 35Einkapselung toten Protoplasmas  
97 ff.

Eiweiß, aktives 154

Eizellen, entkernte 48

elektrischer Strom, Nekrose 94

Plasmafäden 60

Plasmazungen 68

Vakuolenbildung 148

embryonales Protoplasma 107

Embryosack, Systrophe 74

Zellulosestränge 142

Endodermis, Plasmolyse 21

Endoplasma 106 ff.

Epidermis, Bandplasmolyse 21

*Eriophyes* 102

Eriophyiden, Gallen 80

Erschütterung, Erzeugung von

Niederschlägen 155

Plasmoptyse 89

Erstarrung des Protoplasmas 111 ff.,  
114 ff.

reversible 130 ff.

*Euglena* 133, 141, 148*Euphorbia* 157*Euxoascus* 143

Exoplasma 106 ff.

Explantate, Turgordruck 104

Filarmasse 71

Fixiermittel, Fällung und Vakuo-  
lisation 153

Kontraktion des Zelleninhalts 127

fixiertes Material 146, 148

*Fontinalis* 71*Funaria* 13, 48, 71, 100Fusion getrennter Protoplasten-  
stücke 54 ff., 123 ff.



- Gagea* 102  
 Gallen, Bakterien 102  
     Exoascus 143  
     Milben 80, 102  
     Notommata 120  
     Plasmodiophora 140  
 Gallertporen, HECHTSche Fäden 8  
 Gasvakuolen 36, 37  
 Gefäße, falsche Scheidewände 143  
*Geranium* 45  
 Gerbstoff, Entstehung in kernlosen Zellen 48  
     Exosmose 154  
     Fällungen 153ff.  
     Koffeinreaktion 154ff.  
 Gerbstoffblasen 79, 156  
 Gerbung des Protoplasmas 157  
 GIBBS' Theorem 106  
 Gifte, Permeabilität 115  
 Glitschbewegung 73  
*Gloietrichia* 36, 37  
 Glykoside, Fällungen im Protoplasma 178  
*Gynura* 18ff.  
*Gyrosigma* 87  
  
 Haare, anomale Zellteilung 53  
     Kappenbildungen 100  
     Kontraktion des Inhalts 129  
     Plasmafäden 141  
     Plasmolyseform 18ff.  
     Zerteilung der Protoplasten 45, 46  
*Haemaria* 17  
 Halogene, Fällungen 118  
 Haptogenmembran 112ff.  
 Hautschichtplasma, Wirkung in isolierten Plasmotropfen 50  
 HECHTSche Fäden, Aggregatzustand 8  
     Algen 7  
     Chemie 7  
     Chromatophoren 6  
     Deplasmolyse 8  
     Entstehung 6  
     Gallertporen 8  
     Hyaloplasma 6  
     Körnerplasma 6  
     Pilze 8  
     Plasmodesmen 8  
     Reizleitung 80  
     Tüpfel, Beziehungen zu 8  
     Verbreitung 7  
     Viskosität des Protoplasmas 7  
     wiederholte Bildung 7  
     Wirkung des Plasmolyticum 7  
     Zählung 8  
 Hefe, anomale Plasmolyse 27  
     Enthäutung 103  
*Helix* 103  
*Helodea* 10, 13, 32, 48, 72, 75, 76, 77, 118, 124, 131, 143  
*Hemerocallis* 142  
*Heterodera* 71, 80  
 Hitze, Koagulation 118  
     Vakuolenkontraktion 32  
*Hordeum* 88, 152  
*Hyacinthus* 70  
 Hyaloplasma 6, 106ff.  
*Hydrilla* 47  
*Hydrocharis* 116  
*Hydrodictyon* 7, 52, 53, 84, 135, 137  
 Hyphen, Plasmoptyse 86ff.  
     schwingende Fäden 71  
  
*Impatiens* 75  
 Insektivoren, Protoplasma 145, 148  
 intranukleäres Plasma 102  
 intravakuoläres Protoplasma 55ff.  
 Inversionen 107  
*Iris* 91  
 Isolierung, physiologische 9  
     mechanische 10  
     plasmolytische 10  
 Jod, Fällungen 118  
  
 Kälte, Wasserabgabe der Spirogyrazelle 29  
 Kallosepfropfen 51

- Kappenplasmolyse 35ff., 152  
 Karminkörnchen, Import 158  
 Karotinkristalle, Durchstichver-  
   suche 132  
   Wirkung auf Plasmolyseform 15  
 kataphoretische Wanderungen, Pro-  
   toplasma 81  
   Vakuolenhülle 140  
 kernlose Zellen, Empfindlichkeit 49  
   Funktionen 46ff.  
   Gewinnung durch Plasmolyse 46  
   durch anomale Zellteilung 48  
   Wachstum 48ff.  
 Kernplasmarelation 49  
 Kernteilung, Plasmolyse 9  
 Klebstoffhaare 89  
 Koagulation des Protoplasmas 33  
 Körnerplasma 6, 50, 106ff.  
 Kohlensäure, koagulierende Wir-  
   kung auf das Plasma 47  
   Plasmoptyse 88  
   Vakuolisierung 147  
 Kohlenstoffassimilation, Plas-  
   molyse 9  
 Konkavitäten, Membranbildung 53  
 Kontraktion, Chloroplasten 128  
   Protoplasma 127  
 Konvexplasmolyse 13, 16  
 Krampfplasmolyse 14ff.  
 Kristalle, koagulierendes Plasma 121  
 Kristallplastiden 71  
  
*Lathyrus* 51  
 Laugen, Vakuolisierung 145  
 Lebermoose, Plasmolyse und  
   Wachstum 10  
*Ledenbergia* 32  
 Leichenreste 93  
*Lemna* 10, 156  
 Licht, Koagulation des Proto-  
   plasmas 118  
   Reizplasmolyse 27  
   Wirkung auf Plasmafäden 60  
 Ligaturen an lebenden Zellen 44  
  
*Linum* 101  
*Listera* 82  
 Lithium, Kappenplasmolyse 36  
*Lunularia* 10  
 lyotrope Reihe 117  
  
*Marchantia* 42, 44, 47, 97  
 Massage der Zellen 132  
 mechanische Eingriffe, Koagulation  
   119ff.  
   Vakuolisierung 148  
 mechanische Koagulation 119, 130ff.  
 Membran, Dickenwachstum und  
   Zellteilung 52ff.  
   Quellung 89  
   Wachstum nach Plasmolyse 9  
 Membrankappen 99ff.  
 Meristemplasma 50  
*Mesocarpus* 13  
 Mesoplasma 106ff.  
 Methylenblau, Fällungen 155  
   koagulierende Wirkung 118  
   Plasmoptyse 88  
 Mixochimären 92  
 Milchröhren, Wundheilung 121  
*Mnium* 10, 48  
 Modellierung der Protoplasten 38  
*Momordica* 45, 46, 71, 139, 145  
*Monarda* 82  
 Moose, Filarmasse 71  
   Plasmolyse 24  
   Schrumpfung der Zellen 38  
*Moricandia* 91  
 Mosaikkrankheit 102  
 Mucro von *Codium* 101  
 myelin bodies 151  
 Myelinformen 67, 71  
 Mykoplasma 102  
 Mykorrhiza 97  
 Myxomycetes, Import von Fremd-  
   körpern 158  
   Plasmorrhise 13  
   Schichtenfolge im Plasma 106ff.

- Verwundung 107  
vakuolige Degeneration 145, 148
- Narcissus* 51
- Narkotika, anomale Plasmolyse 27  
Fällungen im Protoplasma 118  
Koagulation 132  
Vakuolisierung 147
- Nekrose, lokale 92ff.  
progressive 99  
rhythmische 100  
selektive 92
- Nematoplasten 70
- Nerium* 101
- Neutralrot, Plasmoptyse 88  
Vakuolenkontraktion 32, 118
- Niederschläge, intrazelluläre 155
- Nitella* 27, 43, 57, 58, 95, 129
- Nitzschia* 27
- Nostoc* 86
- Notommata* 18, 120, 133
- Nukleolen, extranukleäre 158
- Oberflächenhäutchen des Protoplasmas 112ff.
- Oedogonium* 13, 127
- Oogonien, Saprolegnia 13
- Orchidaceae, Raphidenzellen 17
- Orientierungsbewegungen, Plasmolyse 13
- Oscillatoria* 36
- Osmiumsäure, Wirkung auf Protoplasma 117, 147
- Osmose, negative 26
- Pedicularis* 142
- Peperomia* 74, 102
- Permeabilität kernloser Zellen 48
- Ph-Werte, Aluminiumsalzlösungen 116  
Plasmolyse 11  
Plasmoptyse 88
- Phosphatide, Bedeutung für die Plasmolyseform 17
- Phycomyces* 39
- Pilobolus* 24, 25, 45, 95
- Pilze, HECHTSche Fäden 8  
vakuolige Struktur 145
- pinching off-Reaktion 127
- Pisum* 91
- Plasmafäden, Bildung und Schwinden 59ff.
- Plasmalamellen, Bildung 63
- Plasmaströmung, Bildung intravakuolären Plasmas 59
- kernlose Zellen 48  
Plasmolyse 13
- Plasmaverlagerungen 59ff.
- Plasmazungen 59, 66ff., 83
- Plasmodesmen, Beziehungen zu HECHTSchen Fäden 8
- Volvox 61  
Zerstörung durch Plasmolyse 10
- Plasmodien, Kohäsionswechsel 132  
seismische Reize 133
- Plasmodiophora* 140
- Plasmolyse, Actinomyces 37  
Algae 7, 9, 37  
anomale 24, 34  
Assimilation 9  
Atmung 9  
Ausfällungen 156  
Bakterien 37  
balanzierte Lösungen 10  
Calciumwirkung 11  
Cyanophyceae 36  
DANYSZ-Phänomen 12  
deformierende Wirkung 119ff.  
Diatomeen 14  
eckige 13  
extranukleäre Nukleolen 158  
halbe 24, 96, 122  
HECHTSche Fäden s. o.  
Historisches 5  
Kernteilung 9  
konkave 13ff., 16  
konvexe 13ff., 16  
Membranwachstum 9

- Orientierungsbewegungen 13
- Ph-Werte 11
- physiologische Isolierung 9
- Plasmafäden 60
- Plasmodesmen 9
- Pollenschläuche 38
- schädigende Wirkung 8ff.
- Schließzellen 13, 17
- Schnelligkeit des Verlaufs 12
- Strömung 13
- Trennung des Protoplasmas von der Wand 5ff.
- unvollkommene 36ff.
- Vakuolisierung 145
- Vegetationspunkte 10
- Verlagerung der Inhaltskörper 11
- Wachstum 9, 10, 11
- wiederholte 9
- Wurzelhaare 9
- Zentrifugenbehandlung 84
- Plasmolyseform, ballonähnliche 19
- bandähnliche 21
- eckige 13
- gekrümmte Zellen 40
- konkave, konvexe 13
- Ökologie der Pflanzen 17
- Raphidenzellen 17
- Spumoide 17
- Viskosität des Protoplasmas 15
- Plasmolysierbarkeit, sekundäre 156
- Plasmoptyse 48, 85ff.
- Plasmorrhhyse 13
- Plasmoschise 29ff.
- PLATEAUS Gesetze 41
- Plätzen von Protoplasten und Vakuolen 26
- Pollenschläuche, Kallosepfropfen 51ff.
- kernlose Teilstücke 47ff.
- Plasmazungen 70
- Plasmolyse 38
- gekrümmte 39
- Plasmoptyse 85ff.
- Vakuolisierung 147
- akropetale Wanderung des Protoplasmas 25
- Polysiphonia* 27
- Porphyridium* 98
- Potamogeton* 155, 156
- Primula* 14
- Prothallien, Farbstoffniederschläge 155
- Plasmolyse und Wachstum 10
- Protoplasma, qualitativ verschiedene Arten 49ff.
- Pseudopodien, eruptive 127
- „innere“ 62
- Pulmonaria* 34, 35, 147, 148
- pulsierende Vakuolen, *Spirogyra* 151
- Phycomyces* 90, 92
- Pyrenoide kernloser Zellen 48
- Quellung des Protoplasmas 35, 151
- Quellungsplasmoptyse 89
- Quercus* 156
- Radiumstrahlen, Vakuolisierung 148
- Ranunculus* 62, 70
- Raphe, Beziehungen zur Plasmolyseform 20
- Raphiden, Zentrifuge 91
- Raphidenzellen, Form 17
- Durchstichversuche 132
- Plasmolyseform 17
- Reizplasmolysen 26
- Revolutionsbewegung des Protoplasmas 58
- Rhamnus* 141
- Rhizoiden, lokale Nekrose 97
- Plasmolyse 42
- Teilstücke 44, 47
- Rhizopus* 113, 138
- Rhodophyceae, Vibrioiden 70
- Röntgenstrahlen, Vakuolisierung 148
- Rhoeo* 23, 27, 28, 29, 32, 104, 128, 156
- Ribes* 141
- Riesenprotoplasten 54
- Rivularia* 36, 144

- Rosa* 147  
 ROSANOFFSche Kristalle 97  
 Säuren, Erstarrung des Protoplasmas 116  
     Quellung des Plasmas 152  
     vakuolige Degeneration 146  
     Wirkung auf Plasmafäden 60  
 Samenschalen 147  
 SANIOSche Stäbe 143  
*Saprolegnia* 13, 18, 25, 40, 52, 90  
 Saprolegniaceae, anomale Fäherung 143  
     Vibrioiden 70  
     Wundheilung 121  
*Sarcodes* 51  
*Sarracenia* 148  
 schaumige Degeneration 143ff.  
*Saxifraga* 154  
 Schaumspannung 111  
 Schichtenbau des Protoplasmas 105ff.  
 Schließzellen, anomale Teilungen 143  
     Gerbstoffblasen 156  
     Plasmolyse 13, 17  
     Viskosität des Protoplasmas 17  
     Widerstandsfähigkeit 13  
 Schraubenplasmolyse 15, 16  
 Schrittwachstum 25  
 Schrumpfung des Plasmas 36ff.  
 Schwellung entblößter Zellen 102  
 schwingende Fäden 71  
*Scilla* 35  
*Sedum* 74  
*Sicyos* 53  
 Siphoneae, akropetale Wanderung des Protoplasmas 25  
     Anatonose 104  
     Wundheilung 104, 109, 121  
     Zerteilung der Protoplasten 43  
*Solanum* 142  
 Solanaceae, nackte Zellen 103, 137  
*Sparmannia* 51  
*Sphacelaria* 152  
 Sphaerokristalle, Einkapselung 97  
*Sphaeroplea* 53  
 Spirillen, Plasma 20  
     Zilien 20  
*Spirogyra* 8, 15—19, 27, 29, 31, 42, 46, 47, 66, 82, 83, 94, 116, 117, 118, 119, 122, 128, 134, 142, 151, 154, 156, 157  
 Spitzenwachstum und Plasmolyse 87  
 Sporangien-Mykorrhiza 86  
*Sprekelia* 142  
 Spumoidnatur des Protoplasmas 83, 111  
     Wirkung auf Plasmolyse 17  
 Stärke, Bildung in kernlosen Zellen 47, 48  
     Lösung 47, 48  
 Statolithen 138  
 Strukturwechsel 105ff.  
 Sukkulente, Vakuolen 135  
*Symphytum* 40  
*Symphoricarpus* 13  
 Synaerese 27, 128  
 Systrophe, Allgemeines 72ff.  
     rotierende 58  
     Schichtung 110  
     Vakuolenteilung 63  
 Temperatur, Plasmafäden 60  
     Vakuolisierung 147  
 Thermotaxis 81  
*Thiophysa* 37  
 Thixotropie 132ff.  
*Tilia* 142  
 Tonoplasten, Allgemeines 134ff.  
     Heilung zerrissener 157  
*Tradescantia* 8, 13, 30, 45, 61, 79, 87, 91, 94, 117  
 TRAUBESche Zellen 156  
 Traumatotaxis 79ff.  
*Trianea* 43, 57, 58, 131, 145, 146  
*Triticum* 147  
 Tüpfel, Beziehungen zu HECHTSchen Fäden 8



Umbelliferea, Sekretgänge 143

unduloide Fäden 60ff.

*Urtica* 88, 94

*Utricularia* 156

vakuolige Degeneration 143ff.

Vakuolisierung, Einfluß äußerer

Agentien 144ff.

Mechanik 148ff.

Vakuolen, Furchung 49, 63ff.

Fusion 138, 147, 149

halbflüssige 71

kontraktile 140, 141

Neubildung 144, 149

passive Zerklüftung 66ff.

Plasmoschise 36

Platzen 139, 152

Teilung 61, 138

verschiedenfarbige 147, 149

Wand siehe Vakuolenhülle

Vakuolenhülle, Erstarrung 133

Fadenziehen 30, 135ff.

formativ tätige 140

Fusion 138

kataphoretische Erscheinungen

140

Platzen 139

Säureresistenz 135

Teilbarkeit 138

Vakuolenkontraktion, Allgemeines

31ff.

Anilinfarbstoffe 118

Blumenkronen 34

Koagulationserscheinungen 33

*Valonia* 43, 121, 129, 158

*Vallisneria* 13, 20, 54, 58

Varikositäten der Plasmafäden 60

*Vaucheria* 18, 25, 26, 43—44, 50,

53, 60, 71, 75, 80, 98, 103,

108, 109, 119, 120, 133, 142, 158

Vegetationspunkte, Plasmolyse 10

Verwundung, Vakuolen-Kontrak-

tion 32

Vakuolisierung 148

Vibrioiden 70

*Vicia* 17, 71, 146

Viskosität des Protoplasmas, HECHT-

sche Fäden 7

Wirkung auf seine Zerteilung 42

Zentrifugerversuche 81

Vitalfärbung 131

*Vitis* 143

*Volvox* 61

Wachstum, Plasmolyse 9

Wässern der Zellen, HECHTSche

Fäden 8

schädigende Wirkung 104

vakuolige Degeneration 146

Wirkung auf Plasmolyseform 15

Wundheilung 98ff.

fraktionierte 99

Wundreiz, Bildung von Plasma-

fäden 60

Wurzelhaare, Erstarrung des Proto-

plasmas 116

intravakuoläres Protoplasma 57

Kallose 142

Koagulation 131

kernlose Teilstücke 47

Plasmolyse 9

Plasmolyseform 18

Plasmoptyse 86ff.

Quellung des Protoplasmas 152

Schädigungen durch Licht 118

Vakuolenbildung 147

Zentrifuge 83

Zerteilung der Protoplasten 43

Wurzeln, Einfluß der Säuren 117

X-bodies 102

*Zea* 30

Zellkerne, Beteiligung an Plasma-

pfropfen 52

mechanischer Druck 133

Plasmaeinschlüsse 102

Plasmoptyse 88, 91ff.

- Zellkern, Verlagerung durch Zentrifuge 91  
Wirkung auf Vakuolenfurchung 49  
Zellsaft, gallertiger 34  
passive Verlagerung 91  
Zellteilung ohne Zellkern 143  
Zellteilungsstoffe 10  
Zentrifuge, erstarrendes Plasma 116  
Haptogenmembran 113  
intravakuoläres Plasma 56, 57  
Plasmafäden 82  
Plasmolyse 132  
Rückwanderung des Plasmas 82 ff.  
schädigende Wirkung 83 ff.  
thixotrope Wirkungen 132  
Verlagerungen des Zellinhalts 81 ff.  
Zentriolenstrahlung 152  
*Zephyranthes* 142  
Zerreißen der Protoplasten 43  
Zerteilung der Protoplasten 40 ff.  
plasmolytische 40 ff.  
Zoosporangien, Vakuole 135  
*Zostera* 27  
*Zygnema* 11, 12, 13, 46, 49, 98, 127, 156  
Zytase, Entblößung von Zellen 103

## Autorenregister

- Abranowicz 71  
Acqua 46  
Addoms 118, 147  
Åkerman 60, 61, 62, 63, 65, 66, 70, 74, 81  
Albach 9, 130  
Andrews 81, 82, 83, 91  
Arzichovsky 135
- Balbiani 13  
Bassarskaja 132  
Beauverie 102  
Behrisch 21  
Benecke 7, 25, 26, 27  
Benson 51  
Bernard 93  
Bersa 81  
Berthold 25, 41, 42, 55, 57, 60, 71, 78, 106, 107, 111, 112  
Berzyn 104  
Blackman 26  
Blakeslee 89  
Boas 132  
Börger 8, 9, 10, 11, 13  
Bobiloeff-Preisner 48, 51, 70, 75, 80, 87  
Bokorny 30, 31, 65, 154  
Boresch 71  
Boubier 7  
Bower 7  
Brand 36, 38, 86, 88  
Bremer 102  
Brenner 10, 152  
Brilliant 22, 24  
Brink 38, 51, 52, 87
- Brinley 87  
Brown 102  
Brudny 37  
Brücke 68, 69  
Buchholz 89  
Bünning 122, 130, 148  
Burgeff 45, 92
- Campbell 74  
Chambers 127  
Chien 128  
Chodat 7, 71  
Cholnoky 14, 15, 20, 87  
Cholodny 15, 17, 55, 57, 58, 131  
Cohn 71, 72  
Collander 26, 116  
Correns 87, 88  
Coupin 48, 87  
Czaja 84  
Czapek 117, 154  
Czurda 89
- Darwin. Ch. 64  
—, Fr. 64, 71  
Degen 145  
Dehnecke 61  
Demeter 86, 88, 89  
Dostál 51  
Dufrénoy 65  
Dujardin 144  
Dutrochet 44
- Elfving 52  
Eriksson 102

- Ernst 93  
 Ewart 13  
 Famintzin 128  
 Ferguson 102  
 Fischer, A. 20, 36, 37, 86, 88, 153  
 —, H. 151  
 Fitting 32, 33  
 Flach 143  
 Fluri 115  
 Freundlich 132  
 Fritsch 37  
 Fuhrmann 20  
 Gaidukov 26  
 Gardiner 65  
 Georgevitsch 147  
 Gerassimoff 48, 49  
 Gertz 10  
 Giaja 103  
 Gibbs 118  
 Gieklhorn 35  
 Göbel 65  
 Götze 39, 44, 45, 90, 92  
 Goldstein 102, 129  
 Grafe 5  
 Gravis 8, 15, 21  
 Greeley 29  
 Grüttner 46  
 Guilliermond 71  
 Guttenberg 143  
 Haberlandt 10, 43, 48, 50, 51, 53,  
 75, 79, 103, 143, 147, 148  
 Haines 37  
 Hannig 140  
 Hansteen-Cranmer 7  
 Hanstein 44, 80, 98, 108  
 Harris 94  
 Hartmann 147  
 Hartsema 61  
 Hauptfleisch 47, 61  
 Hecht 6, 7, 145  
 Heidenhain 60  
 Heilbronn 148, 158  
 Heilbrunn 15, 118, 130, 138  
 Heinricher 53  
 Hile Riss Lambers 130  
 Hüber 12, 26, 112  
 Höfler 7, 20, 21, 35, 36, 72, 74, 152  
 Höhlke 19  
 Hoffmann, C. 37, 48  
 —, H. 71  
 Hofmeister 1, 5, 13, 20, 25, 27, 41,  
 44, 57, 59, 60, 62, 63, 70, 112,  
 127, 134, 144, 148  
 Hohenegger 8  
 Holle 38  
 Holmes 102  
 Huilleret 154  
 Iljin 42, 43, 119, 125  
 Isaburo-Nagai 10  
 Israel 31  
 Jacobs 117  
 Janse 28, 50, 51, 134  
 Janson 65, 154  
 Jost 7, 22, 25, 26, 87, 114, 129  
 Kaczmarek 11, 104  
 Kahlenberg 117  
 Kaho 115, 117, 118  
 Kallen 121  
 Karsten 26  
 Karzel 9, 10  
 Katic 47  
 Kemmer 11, 27, 29, 32, 118  
 Klebahn 36, 37  
 Klebs 7, 8, 9, 11, 12, 13, 25, 46,  
 47, 48, 49, 50, 60, 71, 98, 100,  
 103, 108, 127, 128, 133, 135, 137,  
 140, 141, 142, 148, 151, 155  
 Klemm 28, 45, 46, 58, 60, 88, 94,  
 100, 104, 117, 121, 127, 129, 139,  
 145, 146, 148, 154, 158  
 Klercker 103, 154, 156, 157  
 Kniep 86

- Kny 31  
 Kohl 8  
 Komuro 148  
 Kotte 37  
 Krabbe 18, 51, 101, 142  
 Krasnosselsky-Maximow 22  
 Kraus 79  
 Kühne 60, 70, 81, 94, 112, 117  
 Küster 8, 13, 15, 21, 26, 28, 30, 32,  
     34, 39, 41, 49, 54, 55, 56, 58, 59,  
     63, 64, 67, 68, 69, 72, 73, 74, 75,  
     81, 82, 85, 86, 87, 93, 94, 95, 96,  
     100, 103, 107, 108, 112, 121, 122,  
     123, 124, 128, 129, 132, 136, 137,  
     139, 141, 143, 152, 157, 158  
 Lagerheim 44, 70  
 Laibach 25  
 Lapicque 31, 88, 128  
 Lauterbach 44  
 Lenz 110  
 Lepeschkin 8, 9, 11, 44, 49, 60, 106,  
     112, 114, 115, 116, 117, 118, 119,  
     120, 122, 130, 132, 134, 141, 142  
 Levine 148  
 Lidforss 30, 87—89, 157  
 Lieske 37  
 Linsbauer 44, 48, 50, 56, 57, 58, 71,  
     84, 89, 90, 121, 129, 156  
 Livingston 29  
 Lloyd 17, 18, 38, 87, 88, 103, 147,  
     151  
 Loew 154  
 Löwschin 71, 147  
 Lopriore 85—88  
 Lorey 39, 45, 120, 121, 124, 132,  
     137, 138  
 Lundegårdh 9, 10, 11, 43, 84, 140,  
     145, 146, 148  
 Mangenot 65  
 Martens 153  
 Matruchot 147  
 Mattiolo 142  
 Meier, H. F. A. 81  
 Meisl 27, 147  
 Meyen 58  
 Meyer, A. 8, 13, 61, 81, 82, 84, 111,  
     120, 131, 143, 145, 151, 153  
 Mieke 9, 10, 91  
 Mirande 99  
 Mißbach 123, 131  
 Mitschka 39  
 Mohl 3, 59, 141  
 Molisch 17, 151, 157  
 Molliard 147  
 Moravek 88  
 Mottier 81, 82, 83, 84  
 Nadson 27, 147, 148  
 Nägeli 1, 5, 15, 20, 27, 41, 73, 112,  
     126, 134, 138, 144, 149, 156  
 Nawaschin 140  
 Němec 9, 71, 79, 80, 81, 91, 98, 101,  
     102, 144, 145, 148, 158  
 Nestler 72, 79  
 Netter 9  
 Nichols 89, 90  
 Noll 94, 97, 100, 106, 120, 121, 142  
 Oliver 51  
 Osterhout 10, 27, 94, 158  
 Overton 155  
 Palla 97, 44, 46, 50, 85, 89  
 Pantanelli 20, 88  
 Petit 20  
 Petri 143  
 Pfeffer 13, 22, 27, 43, 47, 50, 55,  
     58, 65, 81, 82, 86, 87, 103, 106,  
     107, 108, 109, 110, 112, 116, 118,  
     130, 132, 133, 136, 138, 144, 145,  
     146, 149, 152, 154—158  
 Prát 8, 15, 84, 148  
 Pringsheim, E. F. 13, 89  
 — N. 1, 5, 15, 41, 49, 53, 58, 60,  
     94, 106, 128, 129  
 Prowazek 44, 49, 119, 148



- Raciborski 25  
 Raichel 20, 41, 85, 86, 88  
 Ramsden 112  
 Reinhardt 9, 13, 18, 19, 22, 40, 86, 87  
 Reiss 148  
 Reznikoff 127  
 Rhumbler 17, 56, 83, 111  
 Richter 27  
 Ridgway 142  
 Riker 102  
 Ritter 80  
 Rochlin-Gleichgewicht 148  
 Romeis 127  
 Rostock 71  
 Rothert 18, 120  
 Ruhland 37  
 Rysselberghe 125
- Sachs 60  
 Scala 94  
 Scarth 15, 16, 31, 70, 111, 116, 128,  
     147, 151, 155  
 Schaede 87, 88, 127  
 Schimper 61, 65, 72, 145, 148  
 Schmid, G. 36  
 Schmidt, E. 142  
 — E. W. 81, 82, 83  
 — O. Ch. 101  
 Schmitz 44, 46  
 Schneider, E. 156  
 Schrammen 147  
 Schröder 38  
 Schrödter 23  
 Schröter 86  
 Schütt 26  
 Schultze, M. 60, 70, 112  
 Schwarz, Fr. 144  
 Schweidler 91  
 Schwendener 112, 156  
 Seidel 87  
 Seifriz 15, 39, 113, 137, 138  
 Senn 13, 81  
 Sokolowa 87  
 Stahl 79
- Stålberg 56  
 Steinbrinck 38  
 Stern 26, 81  
 Steward 17  
 Stiehr 14, 85, 87, 88  
 Stöltzner 127  
 Strasburger 6, 9, 50, 51, 52, 106,  
     142, 144, 150  
 Strugger 87, 88, 90, 114, 117, 152  
 Strumpf 46  
 Swellengrebel 142  
 Swingle 70  
 Szücs 15, 82, 115, 131
- Tangl 79  
 Thielman 104  
 Tieghem 87  
 Timmel 82, 132  
 Tischler 88, 102, 129, 142, 143  
 Townsend 46  
 Traube-Mengarini 94  
 Treboux 9  
 True 117  
 Tschachotin 94
- Uléhla 88, 89, 104
- Velten 57, 148  
 Verschaffelt 142  
 Vouk 13  
 Vries, de 5, 6, 9, 28, 30, 31, 50, 62,  
     63, 65, 66, 74, 108, 116, 126, 133,  
     134, 135, 136, 137, 138, 149, 151,  
     157
- Wakker 30, 74, 132, 135, 156  
 Walderdorff 88  
 Walter 37  
 Wassermann 147  
 Weber 7, 8, 13, 15, 17, 18, 31, 32,  
     35, 40, 48, 61, 68, 72, 74, 81, 115,  
     118, 132  
 Weis 7, 24, 45, 113, 115, 140

Went 30, 149, 150	Yamaha 146, 147
Werner 135	Yamamoto 20
Wieler 11	
Wigand 58, 71	Zacharias 88
Williams 148	Zimmermann, A. 70, 89, 156
Winkler 48	—, W., 152
Wisselingh 48, 49, 83, 84	Zollikofer 71

---

## Biologie der Tiere Deutschlands, heraus- gegeben von Professor Dr. Paul Schulze.

Lieferung 28 Teil 10: **Rotatoria** von **R. Lucks** mit 50 Abb.  
(176 S.) 1929.

Subskriptionspreis 9.60

Einzelpreis 28.80

Der Subskriptionspreis f. die Lieferung. 1—27 beträgt 72.75

## Die Rohstoffe des Tierreichs. Unter Mit- wirkung zahlreicher Fachgelehrter herausgegeben von Professor Dr. Ferd. Pax und Dr. Walter Arndt.

Lieferung I, Kapitel XII: **Schmucksachen, kunstgewerb-  
liche Arbeiten und Drechslerrohstoffe aus wirbellosen Tieren.**

Mit 81 Abb. u. 2 Tfln. (160 S.) 1928. Subskriptionspreis  
geheftet 15.—

*Der Subskriptionspreis verpflichtet zur Abnahme des ganzen auf  
2 Bände berechneten Werkes. — Einzelne Lieferungen des Werkes  
werden nicht abgegeben.*

## Das Prinzip geographischer Rassen- kreise und das Problem der Artbildung

von Dr. Bernhard Rensch. Mit 27 Textabb. (206 S.) 1929.

Geheftet 14.50

**Geheilte Knochenbrüche** bei wildlebenden und in Gefangenschaft gehaltenen Tieren von Geh. Regierungsrat Prof. Dr. E. Korschelt und Dr. H. Stock. Mit 185 Textfiguren. (VI u. 176 S.) 1928. Gebunden 26.50

**Regeneration und Transplantation** von Dr. E. Korschelt, Prof. der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität Marburg.  
1. Band: **Regeneration**. Mit 395 Abb. (XII u. 818 S.) 1927  
Gebunden 60.60

**Repetitorium der allgemeinen Zoologie** von Prof. Dr. W. Stempell. Mit 249 Abb. (VI u. 268 S.) 1929  
Gebunden 7.60

**Zoologie im Grundriss** von Prof. Dr. W. Stempell. Mit 676 Abbildungsgruppen im Text und 100 Lichtbildern. (XX u. 900 S.) 1926 Gebunden 42.—

**Morphologie der Tiere in Bildern** v. Prof. Dr. A. Kühn.  
Heft 1: **Protozoen**. I. Teil: **Flagellaten**. Mit zahlreichen Abbildungen. (106 S.) 1921 Geheftet 12.—  
„ 2: **Protozoen**. II. Teil: **Rhizopoden**. Mit 206 Textabbildungen. (IV u. 166 S.) Geheftet 18.—

**Tierphysiologische Übungen** von Dr. Paul Krüger, a. o. Professor der Zoologie und vergl. Anatomie an der Universität Bonn. Mit 180 Textabb. (VIII u. 518 S.) 1926  
Gebunden 32.70

**Leitfaden zu tierphysiologischen Übungen**  
v. Prof. Dr. Paul Krüger. Mit 29 Textabb. (VIII u. 92 S.) 1927  
Stark brosch. 3.—. Mit Schreibpapier durchschossen 4 20

# Zoologische Bausteine, herausgegeben von Professor Dr. Paul Schulze

Band I Heft 1: **Tastsinn, Strömungssinn und Temperatursinn der Tiere und die diesen Sinnen zugeordneten Reaktionen** von **Dr. Konrad Herter**. Mit 93 Textabbildungen. (IV u. 182 S.) 1925 Geheftet 12.—

„ I „ 2: **Die Ökonomie der blattminierenden Insektenlarven** von **Dr. Martin Hering**. Mit einer photographischen, einer Tafel in Farbendruck und 67 Textabbildungen. (IV u. 254 S.) 1926 Geheftet 18.—

„ I „ 3: **Extremitätenentwicklung und Polydactylie beim Pferde**. Die Ontogenese des Hand- und Fußskeletts, Varianten am Carpus und die Beurteilung der „entwicklungsbedingten“ Polydactylie bei *Equus caballus* von Professor **Dr. Fritz Drahn**. Mit 130 Abbildungen. (VII u. 206 S.) 1927 Geheftet 16.—

„ II „ 1: **Die stiftführenden Sinnesorgane, Morphologie und Physiologie der chordotonalen und der tympanalen Sinnesapparate der Insekten** von Professor **Dr. Fr. Eggers**. Mit 143 Abbildungen. (VIII u. 354 S.) 1929 Geheftet 34.—



# **PROTOPLASMA- MONOGRAPHIEN**

---

herausgegeben von

R. Chambers (New York), E. Fauré-Fremiet (Paris),  
H. Freundlich (Berlin), E. Küster (Gießen), F. E. Lloyd (Montreal),  
H. Schade (Kiel), W. Seifriz (Philadelphia),  
J. Spek (Heidelberg), W. Stiles (Reading)

Redigiert von

F. Weber (Graz) und L. V. Heilbrunn (Woods Hole)

**Band I:**

**The Colloid Chemistry of Protoplasm** by L. V. Heilbrunn

Assistant Professor of Zoology, University of Michigan

356 S. Mit 15 zum Teil farbigen Abbildungen. Gebunden 21 RM

**Band II:**

**Hydrogen-ion concentration in plant cells and Tissues.**

By J. Small (University of Belfast) Unter der Presse

**In Vorbereitung sind folgende Bände:**

**PERMEABILITY**

by S. C. and M. M. BROOKS (University of California)

**ELECTROSTATICS OF PROTOPLASM**

by J. GICKLHORN (Prag), translated by J. SMALL and C. T. INGOLD

**LA PHYSICOCHIMIE DE LA SEXUALITÉ**

par PH. JOYET-LAVERGNE (Paris)

**CHEMIE DES PROTOPLASMAS**

von A. KIESEL (Universität Moskau)

**MECHANISMUS DER ENZYMWIRKUNG**

von F. F. NORD (Physiolog. Inst. Tierärztl. Hochschule Berlin)

**DIE MUSKELZELLE**

von A. PISCHINGER (Universität Graz)

**PHYSIKALISCHE CHEMIE DER REIFUNG UND BEFRUCHTUNG**

von J. RUNNSTRÖM (Universität Stockholm)

**THE STRUCTURE OF PROTOPLASM**

by W. SEIFRIZ (University of Pennsylvania)

---

**Ausführliche Verlagsverzeichnisse kostenfrei**



## Date Due

[illegible]

QH591

30-689

P 946

v. 3 Protoplasma-monographien

AUTHOR

TITLE

QH591

Protoplasma-monographien 30-689

P 946

v. 3

## University of Hawaii Library

### RULES

1. Books may be kept two weeks and may be renewed once for the same period, except 7 day books and magazines.
2. A fine of two cents a day will be charged on each book which is not returned according to the above rule. No book will be issued to any person incurring such a fine until it has been paid.
3. All injuries to books, beyond reasonable wear, and all losses shall be made good to the satisfaction of the librarian.
4. Each borrower is held responsible for all books drawn on his card and for all fines accruing on the same.



